ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

ТОМ 84 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1999, № 6

УДК 58

© Ю. В. Гамалей

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ СТРУКТУР И ФУНКЦИЙ РАСТЕНИЙ[1]

Yu. V. GAMALEI. TAXONOMICAL AND ECOLOGICAL SPECIFICITY OF PLANT STRUCTURES AND FUNCTIONS[1]

Обобщен столетний опыт сравнительно-анатомических и сравнительно-физиологических исследований растений. На материале таксономического разнообразия фотосинтетических и транспортных структур еще раз подтверждены таксономическая специфика структур и экологическая зависимость их конкретной функциональной реализации в онтогенезе. Эти данные проанализированы с позиций идей параллелизма структурной и функциональной эволюции. Показано, что научный подход, предполагающий полную идентичность структурной и функциональной эволюции, может иметь вполне объяснимые сложности интерпретации конкретных данных в связи с различиями онтогенетических механизмов регуляции структурного и функционального развития. Обсуждены генетическая детерминированность структур и их таксоноспецифичность на генетической основе, экологический контроль функций и их экологическая специфичность на модификационной основе. Предложена модель эволюционного процесса, в которой генетически детерминированные структуры выполняют стабилизирующую роль, закрепляя пройденный путь, а экологически зависимые шифты функций — раскачивающую, обеспечивающую поиск направления движения. Модель сочетает идеи прогрессивной и адаптивной эволюции.

Ключевые слова: структурная эволюция, функциональная эволюция, экология.

Последние 25 лет наша исследовательская группа занималась вопросами таксономической специфики структуры транспортной системы и экологической специфики реализации возможностей организации транспортных потоков, которые предоставляет данная структура. Результаты этих исследований для видов конкретных таксономических групп и экологических зон уже неоднократно публиковались (Gamalei, 1989, 1991; Гамалей, 1990; Gamalei et al., 1994, 1996), в том числе и на страницах «Ботанического журнала» (Гамалей, 1988а, б). Эти материалы дают повод и для более широких обобщений. Такова причина написания статьи. Другим поводом к ее написанию стали конец века и желание подвести некоторый итог развитию идей, поискам, заблуждениям и достижениям, которыми был богат этот век в области структурно-функциональных исследований.

Идея параллелизма структурного и функционального развития

Одной из стержневых в биологии XX в. была идея соответствия структур и функций (Haberlandt, 1924; Eschrich, 1995). Идея немецкая, из XIX в. вынесенная, в значительной мере механистическая. Не случайно она блестяще реализуется в XX в. в кибернетике. Яркими носителями идей строгого структурного и функционального параллелизма в живых системах были немецкие функциональные анатомы W. Pfaffer и G. Haberland, среди русских ученых — физиологи И. М. Сеченов, Л. А. Орбели, А. А. Ухтомский, А. М. Уголёв, гистолог А. А. Заварзин, практически все анатомы и физиологи, в том числе анатомы и физиологи растений: И. П. Бородин, С. Г. Навашин, В. Г. Александров, А. А. Яценко-Хмелевский, В. Н. Любименко, О. В. Заленский, Д. А. Сабинин, М. Ф. Данилова. Привлекательность этой идеи и ее очевидность, казалось, не требовали даже доказательств, природа же блистала неутомимостью в ее опрокидывании в ответ на попытки более конкретного подтверждения в онтогенетических исследованиях. Структурно-функциональный подход рождался в муках. Теперь есть возможность проанализировать некоторые причины сложностей этого пути.

---

[1] Обзорная статья по материалам пленарного доклада на II(X) съезде Русского ботанического общества, посвященном проблемам ботаники на рубеже XX—XXI веков (Санкт-Петербург, 1998).

Идея параллелизма структурного и функционального развития предполагает согласованную изменчивость структур и функций в обоих направлениях: (1) параллелизм их эволюционного развития вдоль временной вертикали и (2) идентичность их вариаций в экологическом диапазоне горизонтального биоразнообразия. Это было научным обоснованием для развертывания эволюционной и экологической морфологии, с одной стороны, эволюционной и экологической физиологии — с другой. Разработка этих направлений велась сравнительным методом на материале широкого круга объектов из разных таксономических групп и географических зон. В результате сравнительные анатомия и физиология развивались как комплементарные подходы для решения одновременно проблем эволюции и экологии. Как следствие, появились достаточно детальные, точные и более или менее однозначно интерпретируемые базы сравнительно-анатомических данных (Metcalfe, 1960; Napp-Zinn, 1966, 1974; Metcalfe, Chalk, 1979, 1983; Renvoize, 1982) и более редкие, не столь полные и более сложные для интерпретации базы сравнительно-физиологических данных (Bjorkman, 1971; Lange et al., 1982; Bassham, Buchanan, 1982; Hattersley, 1992; Schulze, Caldwell, 1995; Семихатова, Николаева, 1996). Результаты использования единого подхода для сравнительных исследований структур и функций оказались не вполне адекватными. Данные сравнительной анатомии убеждали в таксономической специфичности структур. Данные сравнительной физиологии — в экологической специфичности функций. Структурное разнообразие таксонов выглядело итогом исторического разнообразия экологических условий, преобразованным через геном, функциональное — итогом современного экологического разнообразия. По вполне понятным причинам сравнительно-анатомические данные лучше работали на проблемы эволюции, сравнительно-физиологические — на проблемы экологии. Соответственно эти направления и развивались более эффективно по крайней мере на материале растений. Круг вопросов, на который предстояло ответить обоим направлениям, следующий. Какова модель обратных связей структур и функций в эволюционном процессе? Функциональная специфика невозможна без структурной, это было очевидно, но какова обратная связь? Совместимость структур и функций была желаемой. Неудачи в попытках добиться полного наложения исключительно подвижной функциональной изменчивости на относительно более стабильную структуру обычно объяснялись недостаточностью сравнительного материала для завершающего анализа. Расширение исследований не всегда приносило ожидаемый результат. Недостатка в примерах нет. Экологически зависимые функциональные шифты на сходном структурном фундаменте — скорее правило, чем исключение (Osmond et al., 1980; Lange et al., 1982; Bassham, Buchanan, 1982; Hattersley, 1992). Структурные признаки жестко детерминированы, функциональные могут прогнозироваться только как набор вариантов реализации структурных предпосылок.

Генетическая детерминированность структур, их таксоноспецифичность на генетической основе

Генетический подтекст таксоноспецифичности структур не требует доказательств. Из всех структур наиболее таксоноспецифична структура генома, таксоноспецифичность остальных легко объяснима как шлейф ее последствий. Результаты сравнительных исследований структуры генома несомненно выйдут на первый план, когда число анализируемых параметров этой многоуровневой структуры будет больше, чем дватри. Несмотря на вторичность других структур относительно структуры генома, ценность их косвенной таксоноспецифичности для решения задач систематики и филогении растений пока выше. Сравнительный анализ генома пока еще предмет скорее специальных интересов молекулярной генетики. В тех случаях, когда возможно безошибочное узнавание по другим признакам, не всегда так уж важно знать их генетический подтекст, хотя безусловно очень интересно.

Экологический контроль функций, их экологическая специфичность на модификационной основе

Как структура генома предполагает множество вариантов его экспрессии, так и структуры выступают в качестве матриц, профилирующих набор накопленных функциональных возможностей. В онтогенезе структуры относятся к категории данностей, функции же — более к категории вероятностей. Степень их реализации определяется в процессе конкретных взаимоотношений со средой. Выбор функциональных реакций ставит вопрос о проценте реализаций функциональных возможностей. Способность видов, относящихся к удаленным структурным типам, к обитанию в сходных условиях (Gamalei, 1989, 1991) означает, что матрицы их функциональных возможностей частично совместимы. Наследование не функций, а всего исторического диапазона их вариантов затрудняет самостоятельный анализ эволюции функций, переводя его неизбежно в плоскость экологии. Ниже приведены несколько примеров для иллюстрации, сколь устойчивы в экологическом отношении таксоноспецифичные структурные признаки и сколь чувствительна к экологии функциональная сфера.

(1) ***Тип листовых терминалей флоэмы и флоэмный транспорт.*** В ходе сравнительных исследований терминалей флоэмы у более 1000 изученных видов двудольных около половины из них были представлены выборкой из разных частей ареала, значительно отличающихся по экологическим условиям (Гамалей, 1990). И тем не менее, практически никаких экологических шифтов структурных признаков не было найдено. В пределах вида тип и подтип терминалей оказывался одинаков независимо ни от части ареала, ни от конкретной экологической ниши, ни от погодных условий. Подобная устойчивая таксоноспецифичность терминалей наблюдается и на примере всех изученных родов. Транспорт же и связанный с ним метаболизм углеводов чрезвычайно мобильны и различаются не только в разных частях ареала, но и в разных погодных условиях, в суточной и сезонной динамике (Gamalei et al., 1994; Сюткина, Гамалей, 1996). Их экологическая зависимость абсолютно очевидна.

(2) ***Коронарная анатомия и C_4 фотосинтез.*** Из известных 1500 C_4 видов 90 % составляют виды *Chenopodiaceae* и *Poaceae*. Среди них нет видов с неустойчивой коронарной анатомией, за исключением лабораторных гибридов (Bjorkman et al., 1971; Huber et al., 1989). Тесная связь коронарной анатомии с определенными экологическими условиями обитания отражается на географии распространения видов, но никогда на варьировании признаков коронарной анатомии в онтогенезе. Зависимости анатомических признаков от экологических факторов не наблюдается (Teeri, Stowe, 1976; Hattersley, 1983; Takeda et al., 1985; Гамалей, 1988в; Гамалей и др., 1992). C_4 фотосинтетический метаболизм, наоборот, очень неустойчив, очень подвержен природным шифтам не только у вида, но и у индивидуума. Под влиянием конкретных условий он может смещаться в направлении различных вариантов и C_3, и C_4 метаболизма (Hattersley, 1992).

(3) ***Анатомия и физиология водных растений.*** Многие из видов этой группы способны обитать и в наземных, и в погруженных условиях. В связи с этим меняется их габитус, но анатомическая структура — только в определенных видоспецифических пределах. Например, у видов рода *Batrachium* многие структурные признаки погруженно-водных и наземных растений имеют только небольшие количественные отличия, в целом укладывающиеся в диапазон специфики видов этого рода (Милаш-

вили, Гамалей, 1985). Физиологии погруженно-водного и наземного обитания различаются кардинальнейшим образом. В отличие от наземных растений, у погруженно-водных корни редуцированы, соответственно их функции в значительной мере утрачены. Поглощение воды, углекислоты, минеральное и органическое питание переданы эпидерме и распределены вдоль всей поверхности растения. В ней же локализован на 90 % фотосинтез. Восходящего водного тока нет вообще, ксилема выполняет функцию не водообменной, а газообменной системы, резервирующей кислород для дыхания. Все эти функциональные различия развиваются в онтогенезе под влиянием конкретных экологических условий. Перечень подобных примеров, иллюстрирующих таксономическую стабильность структур и экологическую мобильность функций в онтогенезе, может быть продолжен.

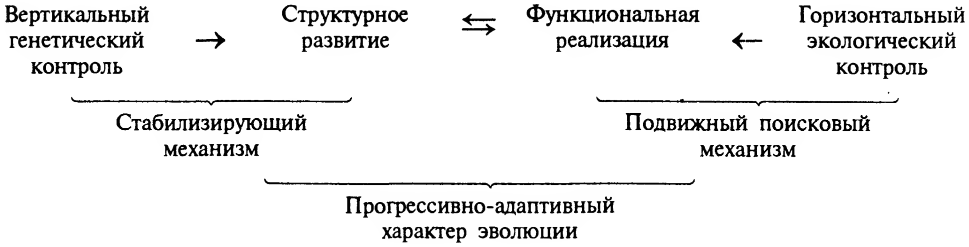
Филогенетический континуум структуры, его функциональная коррекция в онтогенезе

Структура — итог вертикального развития генома в филогенезе, функция — горизонтальный поиск его продолжения в онтогенезе. Эта модель распространима не только на взаимоотношения структуры генома и его функциональной реализации, но в более широком смысле — на взаимоотношения всех структур и их функций. Таков заключительный вывод из диалога, длившегося более века. Развитие структур и функций, конечно же, согласовано, но их полная адекватность невозможна по причине различий механизмов регуляции структурного и функционального развития и их роли в эволюционном процессе (табл. 1). Развитие структур детерминировано генетически, реализация функций — экологически. В силу этого генетически наследуемые структуры выполняют в эволюционном развитии стабилизирующую роль, закрепляя пройденный путь, а экологически зависимые функции — раскачивающую, обеспечивающую поиск направления движения сегодня. Путем участия обоих регуляторных механизмов достигается совмещение направленной (прогрессивной) и адаптивной составляющих эволюции в точке перехода прошлого в будущее (табл. 1).

Образно выражаясь, маятник качается, летя в пространстве из точки А. Точка В неизвестна. Ее поиском объясняется функциональная подвижность в диапазоне, заданном структурой. Влияние структуры на функционирование очевидно: ею задан диапазон (амплитуда) колебаний. Специфика влияния функциональных колебаний на изменения структуры менее видна, ее механизм — постепенное накопление ничтожно малых сдвигов. Эти изменения хотя и очень малы, но необратимо накапливаются и становятся видимыми в филогенетическом масштабе. Влияние структур на функциональную реализацию просматривается не во временном, а, скорее, в пространственном аспекте. Ограничивая амплитуду функциональных возможностей, структуры ограничивают ареал экологического распространения вида. Если условия не подходят и адаптация к ним невозможна в пределах диапазона,

ТАБЛИЦА 1

Модель обратных связей структур и функций
в эволюционном процессе


Вертикальный генетический контроль
→
Структурное развитие
⇆
Функциональная реализация
←
Горизонтальный экологический контроль
Стабилизирующий механизм
Подвижный поисковый механизм
Прогрессивно-адаптивный характер эволюции

предоставляемого структурой, результат — ограничение распространения. Понятно, почему летопись эволюционного развития по структурным признакам пишется так легко, было бы достаточно материала. Биологическое время измеряется структурами как вехами пройденного пути. По функциональным признакам ее воссоздание практически невозможно. Научные интересы и пристрастия ботаников к тем или иным методам и данным часто распределяются именно в соответствии с этими особенностями структурного и функционального развития растений (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Схема отношений между направлениями ботаники, исследующими генетически и экологически детерминированные признаки и закономерности организации растительного мира

Направления, изучающие вертикальную организацию растительного мира	Направления, изучающие горизонтальную организацию растительного мира
Структура генома	Экспрессия генома
Анатомия и морфология	Физиология
Эволюция и филогения	Экология и онтогения
Систематика растений	География растений

Анализ табл. 2 дает некоторое представление о проблемах совместимости данных и методов разных разделов ботаники, определенных сложностей в согласовании взглядов их представителей.

1. Науки левого ряда имеют дело с генетически детерминированными, наследуемыми признаками, науки правого ряда — с экологически детерминированными, ненаследуемыми или наследуемыми в виде диапазона вероятностей.

2. В процессах, изучаемых науками левого ряда, все изменения имеют генетический подтекст. В процессах, анализируемых науками правого ряда, геном принимает опосредованное через факторы экологии участие, экологический подтекст экспрессии генома очевиден.

3. Осознанно или неосознанно, представители наук левого ряда пользуются методами и принципами теории информации (генетической информации). Аналогично представители наук правого ряда используют подходы и методы теории систем, допускающей колебательный характер их развития.

4. Работая с наследуемыми признаками, представители наук левого ряда склонны рассматривать эволюцию как направленный процесс («прогрессивная эволюция»). Представители наук правого ряда, наоборот, склонны к понятийному аппарату так называемой «адаптивной эволюции», и это вполне естественно: они работают с признаками флуктуирующими, генетически заданными только как диапазон.

5. Создано большое число фундаментальных работ по эволюции структур, аналогичные работы по эволюции функций предпринимаются, но, как правило, менее удаются. И наоборот, очень легко удаются и пишутся в большом количестве обзоры по экологии функций, но не экологии структур: на разных таксонах это малоубедительно, на представителях одного вида — невозможно; за редкими исключениями, они не могут обитать в условиях широкого экологического диапазона.

6. По вполне понятным причинам систематики проявляют значительно больший интерес к проблемам морфологии и анатомии растений, к их ультраструктуре, к структуре генома, чем к сфере интересов физиологов и биохимиков. Обычно они и вырастают из морфологов. Наоборот, географы растений, флористы, экологи проявляют больший интерес к данным физиологии и даже биохимии. Сознательное или подсознательное тяготение к научным направлениям этих профилей среди них более выражено.

7. Полное совмещение данных методологий и терминологий наук левого и правого рядов, по-видимому, представляет определенную проблему ментального характера. Между их представителями существуют понятийные расхождения, возникающие не в ходе образования, а в процессе профессиональной деятельности. Именно потому, что представители одних имеют дело главным образом с генетически детерминированными признаками и процессами, слагающими вертикальную структуру, представители других — с экологически детерминированными, участвующими в горизонтальном структурировании.

Модель обратных связей структур и функций в эволюционном процессе

Вертикальная детерминация структурного развития и горизонтальная — функционального дают основание считать поиск модели их обратных связей не совсем бесполезным занятием. Не отразит ли такая модель четырехмерные отношения текущей экологии и эволюции, не может ли быть с их помощью более точно описан перекрест времени и пространства в биологической системе координат? Структура отражает пройденный путь, функциональный трепет — выбор направления движения, поиск следующего шага. Структура, наблюдаемая анатомами, и определяемый ею функциональный диапазон, исследуемый физиологами, являются итогом эволюционного процесса, функциональная реализация — экологическим актом его творчества, наблюдаемым сегодня. Они могут соответствовать друг другу только как прошлое будущему в точке перехода. Фактически эти причинно-следственные взаимоотношения скорее всего могут быть сведены к обратным связям структуры генома и его экспрессии (табл. 2). И если прямая связь между ними более или менее понятна, то исследования обратной — в самом начале пути. Экологическая подвижность функций в диапазоне, заданном структурным исполином прошлого, дает некоторое основание предположить вибрационную модель функционального поиска продолжения эволюционного пути в условиях определенной экологии, образно аналогичную тому, как росток преодолевает препятствие росту или хоботок тли раздвигает клетки в поисках ситовидной трубки. Структурно-функциональный диалог может оказаться еще более полезным и интересным в контексте такой модели эволюционного процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Эволюция структуры и функций мелких жилок листа // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 11. С. 1513—1522.

Гамалей Ю. В. Таксономическое распределение типов мелких жилок листа // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 12. С. 1662—1672.

Гамалей Ю. В. Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби / Под ред. Ю. В. Гамалея, П. Д. Гунина, Р. В. Камелина, Н. Н. Слемнева. Л., 1988в. С. 44—106.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В. Экология и эволюция типов C_4 синдрома в связи с филогенией семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 1—12.

Милашвили Т. Р., Гамалей Ю. В. Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Цитология. 1985. Т. 27. № 5. С. 511—518.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений в связи с их таксономией // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 394—404.

Сюткина А. В., Гамалей Ю. В. Суточная динамика фотосинтеза, оттока и запасания ассимилятов в листьях *Thymus subarcticus* в условиях холодного климата // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 352—359.

Bassham J. A., Buchanan B. B. Carbon dioxide fixation pathways in plants and bacteria // Photosynthesis: Development, carbon metabolism, and plant productivity / Ed. by M. D. Hatch, N. K. Boardman. New York, 1982. P. 141—190.

Bjorkman O. Comparative photosynthetic CO_2 exchange in higher plants // Photosynthesis and photorespiration / Ed. by M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer. New York, 1971. P. 18—32.

Bjorkman O., Nobs M., Pearcy R. et al. Characteristics of hybrids between C_3 and C_4 species of *Atriplex* // Там же. 1971. P. 105—119.

Eschrich W. Funktionelle Pflanzenanatomie. Berlin, 1995. 395 S.

Gamalei Y. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. N 2. P. 96—110.

Gamalei Y. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. N 1. P. 50—64.

Gamalei Y. V., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. et al. From intermediary to transfer cells and from symplastic to apoplastic phloem loading. Phylogenetic and ontogenetic trends // Abstr. 10th FESPP Congress. Florence, Italy, 1996. P. 178—179.

Gamalei Y. V., Van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on the starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta. 1994. Vol. 194. P. 443—453.

Haberlandt G. Physiologische Phlanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.

Hattersley P. W. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate // Oecologia. 1983. Vol. 57. P. 113—128.

Hattersley P. W. C_4 photosynthetic pathways variation in grasses (*Poaceae*): its significance for arid and semi-arid lands // Desertified grasslands: Their biology and management // Ed. by G. R. Chapman. London, 1992. P. 181—212. (Linn. Soc. Symp. S. 13).

Huber S. C., Brown R. H., Bouton J. H., Sternberg L. O. CO_2 exchange, cytogenetics and leaf anatomy of hybrids between photosynthetically distinct *Flaveria* species // Plant Physiol. 1989. Vol. 89. P. 839—844.

Lange O., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. Water relations and carbon assimilation // Encyclopedia of plant physiology. Ed. by O. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler. Berlin, 1982. Vol. 12B. 747 p.

Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae.* Oxford, 1960. 545 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. I. Systematic anatomy of leaf and stem. Oxford, 1979. 276 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. II. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford, 1983. 290 p.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. I. Blattananatomie der Gymnospermen. Berlin, 1966. 668 S.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattananatomie der Angiospermen. Berlin, 1974. 745 S.

Osmond C. B., Bjorkman O., Anderson D. J. Physiological processes in plant ecology. Towards a synthesis with *Atriplex.* Berlin, 1980. 324 p.

Renvoize S. A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses // Kew Bull. 1982. Vol. 37. N 3. P. 489—500.

Schulze E.-D., Caldwell M. M. Ecophysiology of photosynthesis. Berlin, 1995. 575 p.

Takeda T., Tanikawa T., Agata W., Hakoyama S. Studies on the ecology and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses. I. Taxonomic and geographical distribution of C_3 and C_4 grasses in Japan with special reference to climatic conditions // Japan J. Crop Sci. 1985. Vol. 54. P. 54—64.

Teeri J. A., Stowe L. G. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America // Oecologia. 1976. Vol. 23. P. 1—12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 X 1998

SUMMARY

Centennial experience of the comparative anatomy and comparative physiology is generalized on the data of taxonomic variety of photosynthetic and transport structures. Taxono-specific character of structures and ecology-depended realization of their functions are evident. These data are reviewed in relation to the concept of parallel evolution of structures and functions. It is shown that the scientific approach proposing a full identity of structural and functional evolution can have a certain difficulties with data interpretation on the reason of differences between regulatory mechanisms of structural and functional development. Genetic determination of structures is accompanied by ecological control of their functional realization in ontogenesis. It is suggested that the genetic-determined structures are a stabilizer of plant evolution fixing the passed way. Ecology-depended shifts of functions could be a sensitive instrument for the search of movement topic. Model combines ideas of progressive and adaptive evolution.

УДК 581.9

© М. А. Березуцкий

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ФЛОРЫ

M. A. BEREZUTSKY. ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF FLORA

Дан обзор литературы по проблеме антропогенной трансформации флоры. Рассмотрены причины и направления антропогенных изменений аборигенной фракции флоры. Приведены данные по синантропизации флор. Проанализированы пути и стадии заноса адвентивных видов, а также закономерности внедрения адвентивных видов в естественные ценозы.

Ключевые слова: обзор, флора, антропогенная трансформация, адвентивные виды.

Изучение процессов антропогенной трансформации флоры сейчас особенно актуально, так как проблема биологического разнообразия в последние годы осознана как одна из ключевых проблем глобальной экологии (Юрцев, 1991). Установлено, что упрощение флористического состава неизбежно сопровождается не только снижением устойчивости растительного покрова ко всякого рода внешним воздействиям (Горчаковский, 1979), но и уменьшением потенциальных возможностей эволюции, искусственным обеднением филогенеза, филоценогенеза и биотогенеза (Камелин, 1978).

Трансформация аборигенной фракции флор

Причины изменений аборигенных фракций флор

Говоря о причинах изменений аборигенных фракций флор, прежде всего следует отметить, что сравнительно редко только одна причина играет решающую роль в процессе исчезновения вида с большой территории. Напротив, несколько причин обычно действуют вместе и, возможно, при этом усиливают друг друга. В связи с этим точное установление причины, приведшей к исчезновению вида, в ряде случаев представляет значительную сложность. Наиболее подробно данный вопрос исследован для флоры Земли Шлезвиг-Гольштейн (Германия): для 402 видов установлена конкретная причина, приведшая к исчезновению (или сильному сокращению численности) на данной территории (Dierssen, 1983).

От прямого уничтожения жизненного пространства существования вида в данной флоре пострадали 215 видов, от евтрофикации почв и водоемов — 168, от интенсификации сельскохозяйственного производства — 134, от осушения — 109, от применения гербицидов — 47, от изменений в ведении лесного хозяйства — 46, от мероприятий по защите берегов — 40, от отказа от традиционных форм ведения сельского хозяйства — 32, от создания искусственных водоемов — 29, от туризма — 25, от разработки полезных ископаемых — 12, от сбора населением — 4, от неизвестных причин — 18.[1]

Как видно, одной из главных причин является прямое разрушение жизненного пространства существования вида: это и застройка территории в результате расширения поселений особенно в окрестностях крупных городов (Котов, 1979), и распашка степей и лугов (Perring et al., 1970; Аникин, 1988), и вырубка лесов (Козловская, 1978). Но особенно опасным было и остается землеустройство, которое уничтожает естественные местообитания на огромных площадях. Так, на юго-востоке Украины пашни занимают в среднем 72—75 % площади (Бурда, 1994), а в Центральном Черноземье распахано около 90 % степных территорий (Хмелев, 1987). В районах с интенсивным сельскохозяйственным производством распашка приводит к исчезновению даже мелких ландшафтных структур. Уничтожение более или менее широких переходных полос (экотонов) между различными формациями, например полем и ручьем, рекой и дорогой, выгоном и опушкой, привело к исчезновению в Центральной Европе значительного числа видов (Dierssen, 1983). К этой причине примыкает добыча полезных ископаемых, особенно если она ведется открытым способом (Козловская, 1978; Плаксина, 1983; Thomas, 1983), а также создание искусственных водоемов, которое приводит к затоплению многих местообитаний или к изменению гидрологического режима водоема ниже плотины (Живогляд, 1970; Moore, 1976; Kääntonen, 1982; Лисицина, Экзерцев, 1989).

---

[1] В сумме получается больше 402, так как к исчезновению одного вида может приводить не одна, а несколько причин (об этом говорится в тексте статьи чуть выше), каждая из которых учитывается при суммировании.

Исчезновение видов вызывается также евтрофикацией почвы и водоемов (Perring et al., 1970; Dierssen, 1983; Кожевникова, Чагарная, 1986). Растения нитрифицированных почв высокопродуктивны, быстро захватывают новые местообитания и олиготрофным видам тяжело конкурировать с ними. Всеобщая евтрофикация почвы имеет несколько причин, среди которых несомненно самая главная — внесение удобрений при сельскохозяйственном производстве. Этот вид деятельности является решающим и при евтрофикации водоемов (Schellhammer, 1993). Осушение также является одной из причин, приводящих к сокращению численности или исчезновению многих видов (Парфенов, Ким, 1976; Dabrowska, 1986); в частности, с территории западной части Германии от этой причины исчезло 173 вида (Lammert, 1984). От выпаса скота больше всего страдают луговые виды, так как при интенсивном выпасе на лугах быстро происходит изменение структуры почвы, микроклимата (Парфенов, 1983). Этот фактор отрицательно сказывается и на степных ценозах (Кожевникова, Чагарная, 1986). При сенокошении в первую очередь исчезают однолетние виды, не успевающие обсемениться (Парфенов, 1983). Рекреационная нагрузка и сбор населением лекарственных и декоративных растений влияют прежде всего на флору в окрестностях крупных городов. При этом особенно сильно страдают раннецветущие виды (Котов, 1979). В условиях урбанизированной среды важное значение приобретает антропогенный селектогенез. Так, среди сокративших численность видов растений Удмуртии 50 декоративных, а среди исчезнувших их 60 (Ефимова, Ильминских, 1985).

Необходимо также отметить, что отрицательное воздействие антропогенных факторов на вид может иметь сложный, опосредованный характер. Например, в связи с загрязнением атмосферы и почв промышленными выбросами, пестицидами резко уменьшается количество насекомых-опылителей, что приводит к затруднению семенного размножения многих видов (Чопик, 1972).

Однако не всегда сильное антропогенное вмешательство в природу обязательно ведет к исчезновению видов. В частности, строительство нескольких гидроэлектростанций на горных реках Швеции и Норвегии не привело даже к серьезному сокращению численности особей видов (Nilsson, 1979; Odland, 1994). А в ряде случаев антропогенное вмешательство в природу оказывает даже положительное воздействие на отдельные виды естественных местообитаний. Так, антропогенное нарушение целостности растительного покрова без коренной трансформации эдафотопов может способствовать не только сохранению, но даже расселению реликтовых видов в связи с ослаблением конкурентного давления растений, более отвечающих современной природной экологической обстановке (Jäger, 1977). Сведение человеком широколиственных лесов в Швеции привело к расширению площади распространения светолюбивых растений, ранее приуроченных только к обрывам и морским побережьям (Fries, 1969). А в Финляндии благодаря вырубке леса, пожарам, выпасу скота сохранились некоторые светолюбивые виды, которым грозило вымирание из-за экспансии ели, начавшейся 2000—3000 лет назад в результате распространения земледелия (Suominen, Hämet-Ahti, 1988). Обнажения коренных пород, образующиеся при добыче полезных ископаемых, эрозии, строительстве дорог, являются местообитаниями для ряда растений-пионеров (Huber, 1992). В ряде случаев умеренное антропогенное воздействие оказывается благоприятным даже для видов сем. *Orchidaceae* (Вахрамеева, 1991). В Крыму ряд редких видов из рода *Ophrys* предпочитает расти вдоль троп (Дидух, 1988). Регулярное (один раз в сезон) сенокошение в Подмосковье улучшает состояние популяций *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo и *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. (Вахрамеева и др., 1997).

Уменьшение числа аборигенных видов

Тем не менее антропогенное воздействие на флору повсеместно ведет к уменьшению числа аборигенных видов. В целом процент исчезнувших видов обратно пропорционален размеру территории и прямо пропорционален степени антропогенного воздействия. Потери аборигенной флоры больших территорий к настоящему моменту относительно невелики. Так, из флоры Средиземноморья исчезло 0.11 % видов природной флоры (Greuter, 1994). Флора Великобритании потеряла 1.3 % видов (Perring et al., 1970), Германии — 2.4 % (Sukopp, 1976), Нидерландов — 3.6 % (Westhoff, 1976), Бельгии — 4.8 % (Lawalrèe, 1971), Японии — 1.3 % (Yahara, 1990). Из Капской провинции Африки исчезло 0.3 % видов, из Калифорнии — 0.4 %, из юго-западной Австралии — 0.66 % (Greuter, 1994). В Белоруссии вымерло 70 видов, или 5 % (Козловская, Парфенов, 1972), в Чехии — 76 видов (Rybniček, Rybničková, 1992). Значительно больший процент исчезнувших видов отмечается для флор городов и их окрестностей. Так, за 150 лет из флоры г. Варшавы исчезло 15 % видов (Sudnic-Wojcikowska, 1987), г. Познань — 11.6 % (Jakowiak, 1992), г. Цюриха — 13 % видов (Landolt, 1992). Для городов Германии приводятся следующие цифры: флора Берлина за 100 лет лишилась 124 видов (Sukopp, 1966; Zimmermann, 1981), из флоры Лейпцига исчезло 242 вида (Gutte, 1990), из флоры Брауншвейга за 75 лет — 51 вид (Brandes, Hartwich, 1976). Из флоры г. Казани за 80 лет выпало 137 видов (Ильминских, Шмидт, 1994), из флоры г. Уфы — 172 вида (Ишбирдина, Ишбирдин, 1993). Флора окрестностей г. Вердера (Германия) за 20 лет потеряла 7.3 % видов (Fischer, 1987), окрестностей г. Оломоуц (Чехия) — 7 % (Bednár et al., 1988), флора Знаменского (ближайшие окрестности г. Москвы) за 50 лет — 140 видов (Куваев и др., 1992). Наиболее сильно страдает флора небольших островов, подвергшихся сильному антропогенному воздействию. Например, с о-ва Статен, входящего в агрегацию г. Нью-Йорка, за 112 лет исчезло 40 % видов (Robinson et al., 1994), с о-ва Мачайас Сил Айленд (США) за 14 лет — 30 % (Pike, Hodgdon, 1962), с о-ва Фри Майлс (США) за 88 лет — 17.9 % (Holland, Sorrie, 1989). Процесс обеднения флоры коснулся даже заповедников. Из заповедника «Священное море» (Германия) за 30 лет исчезло 10 видов (Runge, 1967), с заповедных территорий Центрального Копетдага за весь период исследований — 3 вида (Комахина, 1987). Большое число видов исчезло из флоры Жигулевского заповедника (Плаксина, 1983; Саксонов, 1989, 1992).

Трансформация структуры аборигенных фракций флор

К сожалению, в работах по антропогенной трансформации аборигенных фракций флор авторами уделяется недостаточно внимания исследованию изменений таксономической структуры флоры. Для большинства флор к настоящему моменту установлен лишь тот факт, что наиболее сильно страдает от антропогенного воздействия сем. *Orchidaceae* (Чопик, 1972). Этот таксон пострадал сильнее, чем остальные, во флоре

Нидерландов (Westhoff, 1976), во флоре пригородов г. Варшавы (Nowak, 1983), а также во флоре Лейстершира (Великобритания) (Primavesi, 1967). Кроме этого, в различных флорах Восточной Европы отмечаются представленные ниже тенденции (Бурда, 1991; Ильминских, 1993; Хмелев, Березуцкий, 1995). Из двух классов *Magnoliophyta* везде более уязвимыми оказываются однодольные. Среди ведущих семейств наиболее сильно страдают таксоны, характерные для бореальных флор (*Cyperaceae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae*), а также сем. *Caryophyllaceae*. Наиболее устойчивыми оказываются семейства, характерные для аридных территорий (*Chenopodiaceae, Polygonaceae, Lamiaceae, Fabaceae*), а также семейства, многие виды которых лучше приспособлены к экстремальным условиям обитания, — *Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae*. В Крыму и на южной части Приволжской возвышенности очень устойчивыми к антропогенному воздействию оказываются представители сем. *Rosaceae* (Дидух, 1983; Хмелев, Березуцкий, 1995).

Переходя к анализу изменений ценотической структуры, можно констатировать, что практически на всех исследованных территориях Европы наблюдается одна и та же тенденция: от антропогенного воздействия наиболее сильно страдают виды влажных и переувлажненных местообитаний (лугов, болот, прибрежных местообитаний, водоемов) и сегетальные сорняки. В швейцарском кантоне Аргау наибольший процент исчезнувших видов характерен для верховых болот (31 %), сорных местообитаний (до 30 %), скал и осыпей (25 %) и стоячих водоемов (21 %), а наибольший процент видов, сокративших численность, отмечается для растений стоячих водоемов (60 %), прибрежных ценозов (58 %) и верховых болот (56 %). Слабее всего пострадали виды лесов и опушек (Keller, Hartmann, 1986). В Нидерландах наиболее уязвимыми оказались луговые и прибрежные виды, полевые сорняки, но в самом критическом положении находятся виды сырых лугов и болот (Westhoff, 1976). В окр. г. Вердера (Германия) сильнее всего пострадали виды сырых и влажных местообитаний, полевые сорняки и водные виды (Fischer, 1987). Во флоре Вестфалена (Германия) наибольший процент исчезнувших видов приходится на луговые, болотные растения, виды сухих верещатников и полевые сорняки (Runge, 1977). Во флоре графства Бедфордшир (Англия) наиболее сильно пострадали виды маршей, водоемов, кислых пастбищ и сегетальные сорняки (Dony, 1977). Во флоре Белоруссии антропогенное воздействие сильнее всего сказалось на луговой и болотной растительности (Парфенов и др., 1985). Болотные виды оказываются наиболее уязвимыми из-за того, что антропогенное воздействие повсеместно приводит к евтрофикации почв и водоемов, которая ведет к исчезновению олиготрофных видов, особенно характерных для верховых болот (Petersen, 1980; Keller, Hartmann, 1986). В частности, на болотах Центрального Черноземья в результате антропогенного воздействия появляются виды, характерные для евтрофных условий (Хмелев, 1976). Этот процесс характерен и для флоры всей Европы, в которой наиболее сильно страдают виды бедных почв (Runge, 1967). Несмотря на то что во многих флорах очень сильно пострадали водные виды (Moore, 1976; Wade et al., 1981; Kohler et al., 1987), следует отметить, что данная ценотическая группа наряду с сорными растениями во многих случаях одновременно и значительно обогатилась новыми видами (Volker, Smith, 1965; Матвеев, 1983; Дубина, 1984).

Антропогенное воздействие на флору во всех исследованных регионах приводит к процессу ксерофитизации флор. Так, во флоре Белоруссии наиболее сильно страдают мезофильные и мезогидрофильные виды (Парфенов и др., 1985). Во флоре Удмуртии наибольший процент исчезнувших и сокративших численность видов отмечается среди гидро- и гигрофитов (Ефимова, Ильминских, 1985). В частности, если во всей аборигенной флоре Удмуртии гидрофиты составляют 5 %, то среди видов, сокративших численность, их 8 %; гигрофитов во всей флоре 34 %, а среди исчезнувших видов — 52 %. Такие процессы характерны и для флоры Тимано-Печорского региона (Мартыненко, Груздев, 1981). Ксерофитизация характерна и для флор островов. На о-ве Ада-Цыганлия (Сербия) наибольший процент исчезнувших видов (23 %) отмечается для гигрофитов (Radulovič, 1984), а на о-ве Хуан-Фернандес

(Чили) во флоре уменьшается доля мезофитов и увеличивается доля ксерофитов (Sanders et al., 1982).

Влияние антропогенных факторов на флору в первую очередь приводит к исчезновению редких видов. Так, из 140 видов, исчезнувших из флоры г. Айскирхена (Германия), 83 % — редкие в прошлом виды и лишь 17 видов раньше встречались часто (Zimmermann-Pawlowsky, 1985). Редкие виды сильнее всего пострадали и во флоре болот Украины (Балашев и др., 1982). Но наибольшей угрозе исчезновения подвергаются виды, произрастающие на границах ареалов (Парфенов, 1979), так как реакция вида на антропогенное воздействие в напряженных условиях среды обитания существенно отличается от таковой в оптимальных. На пределах географического распространения виды находятся под постоянным воздействием отрицательных факторов. Кроме этого, на границах ареала ниже вероятность того, что при уничтожении одного местонахождения произойдет естественная миграция из соседних территорий (Dierssen, 1983). Например, во флоре Удмуртии из 86 видов, находящихся на границе своего ареала, 3 исчезли, а 2 находятся под угрозой исчезновения (Ефимова, Ильминских, 1985). У большинства видов, исчезнувших из флоры горы Большая Богдо (Астраханская обл.), в данном районе проходит граница ареала (Голуб, Синякина, 1992).

Синантропизация флор

Рост числа адвентивных видов во флорах

Антропогенное воздействие на флору приводит к тому, что адвентивные виды повсюду приходят на смену аборигенным, а сообщества синантропных растений сменяют естественные (Тихомиров, 1989). Так, в Нидерланды начиная с 1500 г. было занесено около 900 видов, из которых 220 закрепились во флоре (Weeda, 1987). В целом же во флорах стран Западной Европы доля адвентивных видов составляет от 13 до 18 % (Sukopp, 1976). В Японии доля адвентивных видов насчитывает 14 % (Jäger, 1988). В штате Бихар (Индия) за 30 лет появилось более 300 новых видов (Srivastava, 1956). На отдельных территориях г. Москвы доля адвентивных видов составляет 30 % (Швецов, 1992). В Приморском крае число адвентивных видов за 55 лет увеличилось со 147 до 499 (Нечаева, 1989), в г. Хабаровске за 20 лет — от 137 до 306 (Шлотгауэр, 1989), рудеральная флора Ленинградской обл. за 200 лет обогатилась 130 новыми видами (Гусев, 1968). Особенно велика доля адвентивных и синантропных видов на изолированных островах с ненасыщенными флорами. На о-ве Крит их 33 %, на о-ве Гран-Канария — 40 %, на Азорских о-вах — 60 %, на о-вах Тристан-да-Кунья — 73 % (Jäger, 1988). Для островов характерна и высокая скорость заноса. В частности, на о-ве Кумберленд (Чили) за 60 лет число адвентивных видов увеличилось на 400 % (Sanders et al., 1982). Процесс синантропизации флоры коснулся даже заповедников. Так, в заповеднике «Venner Moor» (Германия) доля адвентивных видов составляет 33 % (Thomas, 1983), а доля синантропных видов в заповедниках бывшего СССР колеблется от 1 до 40 % (Нухимовская, 1984). Однако четкая тенденция увеличения флористического разнообразия наблюдается только лишь на первых этапах антропогенного воздействия на флору; на последующих этапах, которые сейчас уже характерны для индустриально развитых стран Западной Европы, наблюдается заметное уменьшение общего числа видов во флорах (Kornaś, 1982), в том числе и за счет исчезновения многих адвентивных и синантропных видов (Erkamo, 1979; Gödde, 1982; Brandes, 1987; Elias, 1987).

Пути и стадии заноса адвентивных видов

По способам заноса адвентивные виды подразделяются на 3 основные группы (Jäger, 1988). Аколютофиты — виды, расширяющие свой ареал благодаря собственным свойствам и способам расселения; ксенофиты — виды, случайно попавшие на исследуемую территорию в результате хозяйственной деятельности человека; эргазиофигофиты — культивируемые виды, впоследствии перешедшие на местообитания вне культуры. Занос ксенофитов происходит в основном посредством транспорта (Гусев, 1968), причем в районах с сильно развитой железнодорожной сетью бóльшая часть ксенофитов попадает на новую территорию при помощи именно этого вида транспорта. Так, адвентивная фракция флоры только 10-километрового участка Курской железной дороги в пределах г. Москвы насчитывает 172 вида (Бочкин, 1989), причем на участках с разным направлением движения и характером перевозок видовой состав адвентивных видов может существенно различаться (Бочкин, 1994). В заносе адвентивных видов активное участие принимает также автомобильный и водный транспорт, причем водным транспортом диаспоры адвентивных видов переносятся не только с грузами, но и с балластом. В частности, многие ксенофиты Норвегии были занесены туда именно этим способом (Ouren, 1959). Источником заноса эргазиофигофитов являются ботанические сады, парки, скверы и прочие формы зеленого строительства (Zimmermann-Pawlowsky, 1985). Известны случаи, когда один и тот же вид для одного района является эргазиофигофитом, а для другого — ксенофитом. Например, *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. в 1842 г. одичал в г. Киеве (Рогович, 1869; цит. по: Вьюкова, 1987), а затем при помощи транспорта распространился в другие районы (Вьюкова, 1987). Адвентивные виды в процессе заноса на новую территорию проходят несколько стадий (Kornaš, 1982): 1) занос диаспор и появление первых особей, 2) прочное поселение на урбанизированных территориях, 3) поселение в менее урбанизированных территориях, 4) освоение совершенно ненарушенных биотопов. Каждый из последующих этапов представляет бóльшие трудности для адвентивных видов, чем предыдущий, и на каждом последующем этапе число видов сокращается. Для отдельных адвентивных видов через определенный период характерно взрывообразное расселение на новой территории. Насчитывается 5 возможных причин такого явления (Jäger, 1988): 1) антропогенное изменение местообитаний, 2) изменение климата, 3) увеличение популяции адвентивного вида до определенной критической величины, 4) занос нового экотипа того же вида, 5) генетические изменения в популяции адвентивного вида. Вопрос о том, влияют ли те или иные антропогенные факторы на скорость заноса адвентивных видов во флору, к настоящему времени до конца не выяснен. Так, на о-ве Лорд-Хау (Австралия) эта скорость прямо пропорциональна количеству домов на острове (Pickard, 1984), в то же время при периодизации заноса адвентивных видов во флору Московской обл. было выявлено, что на скорость процесса обогащения флоры вполне натурализовавшимися видами никак не повлияли огромные антропогенные изменения в растительном покрове Подмосковья, произошедшие в последние десятилетия (Игнатов, Чичев, 1989).

Структура адвентивных фракций флор

Не прояснен до конца вопрос и с таксономической и типологической структурой адвентивной фракции флор. Отдельными авторами (Голубев, Голубева, 1989) высказывается предположение, что структура сформировавшейся адвентивной фракции флоры более или менее точно соответствует структуре аборигенной фракции флоры той же территории. Анализ литературных источников по адвентивным фракциям флор лишь отчасти подтверждает это предположение. В таксономической структуре, действительно, наблюдается определенная корреляция между аборигенной и адвентивной частями флор одной и той же территории. Так, в таксономическом спектре большей части адвентивных фракций флор умеренной зоны Евразии первое место принадлежит сем. *Asteraceae* (Бочкин, 1989; Лякавичус и др., 1989; Харкевич, 1989; Игнатов и др., 1990), что соответствует главенствующему положению этого семейства в таксономическом спектре аборигенных фракций флор этих же территорий. В тундровой же зоне в таксономическом спектре адвентивных фракций флор на 1-м месте находится сем. *Poaceae*, а сем. *Asteraceae* — лишь на 3-м (Груздев, 1989), что точно соответствует таксономическому спектру аборигенных фракций флор данной зоны. Вместе с тем между таксономическими спектрами адвентивных и аборигенных фракций флор наблюдаются и очень существенные различия. В адвентивных фракциях флор значительно выше доля семейств *Chenopodiaceae, Polygonaceae, Brassicaceae* и ниже — семейств *Caryophyllaceae* и *Cyperaceae* (Scholz, 1960; Груздев, 1989; Игнатов и др., 1990). В спектре жизненных форм также наблюдаются и сходство, и различие между адвентивной и аборигенной фракциями флоры одной и той же территории. Например, во флоре Крыма соотношения биоморфологических типов в адвентивной фракции флоры точно соответствуют таковому в аборигенной фракции (Голубев, Голубева, 1989); в конкретных флорах тундровой зоны адвентивный элемент представлен только травянистыми видами (Груздев, 1989). Вместе с тем в адвентивной части флоры Московской обл. по сравнению с аборигенной больше однолетников, двулетников, деревьев и кустарников (Игнатов, Чичев, 1989; Игнатов и др., 1990).

Внедрение адвентивных видов в естественные растительные сообщества

Как отмечалось выше, лишь немногим адвентивным видам удается войти в состав естественных (или близких к естественным) растительных сообществ и тем самым стать практически постоянным компонентом местной флоры. В Центральной Европе таких видов насчитывается 115 (Fukarek, 1979), в Нидерландах — 75 (Weeda, 1987), в Польше — 34 (Корнась, 1971). Характерно, что проникновение в естественные экосистемы происходит главным образом в береговых и прибрежных зонах (Weeda, 1987). Это объясняется прежде всего наличием постоянно существующих открытых пространств, разнообразием субстратов и динамикой данных экосистем. Например, на юго-востоке Украины в экосистемы пойм внедрились *Acorus calamus* L., *Elodea canadensis* Michx., *Bidens frondosa* L. (Кондратюк и др., 1989), а в Центральной Европе — *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Acorus calamus* и другие виды (Fukarek, 1979). Наиболее сбалансированными являются лесные растительные сообщества, куда адвентивные виды почти не в состоянии внедриться. Так, в Польше в леса проникли лишь 10 неофитов (Корнась, 1971). В Московской обл. в лесную растительность прочно внедрились лишь *Sambucus racemosa* L. и *Impatiens parviflora* DC. Но и они поселяются преимущественно в нарушенные и саженые хвойные леса либо в леса с развитой овражной сетью. В близкие к климаксу широколиственные и елово-широколиственные леса адвентивные виды не проникают (Игнатов, Чичев, 1989). В Центральной Европе наблюдается интенсивное внедрение в экосистемы вида *Impatiens parviflora* (Fukarek, 1979). Долгое время его расселение происходило относительно медленно, однако сейчас он все чаще встречается в составе травяного яруса влажных дубово-грабовых лесов, причем даже вытесняет аборигенные виды. В среднем Приднепровье *Amorpha fruticosa* L. формирует черноосокорники аморфовые, а *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. проникает в сосново-дубовые и широколиственные леса (Любченко, Бортняк, 1989). В Венгрии в лесные сообщества внедрились *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и *Celtis occidentalis* L. (Terpo, Egyedné, 1983). В окрестностях г. Братиславы в леса проникли *Acer negundo* L., *Juglans nigra* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. и др. (Ferakova, Jarolimek, 1987). Несмотря на то что для натурализации древесных адвентивных растений требуется больше времени, чем для натурализации травянистых, что обусловлено прежде всего различной продолжительностью их жизненных циклов, в лесных экосистемах древесные неофиты более многочисленны, чем травянистые (Weeda, 1987). Также отмечается, что дичающие из культуры виды легче внедряются, чем заносные; особенно легко это удается сделать видам из отдаленных (не ближе 600 км от флоры) территорий (Игнатов, Чичев, 1989).

В заключение необходимо отметить, что процессы антропогенной трансформации флоры к настоящему моменту более или менее полно изучаются лишь на территориях внетропической зоны земного шара. Богатейшие и качественно отличные флоры тропического пояса до сих пор остаются очень слабо исследованными в этом отношении (что отчасти связано с еще незаконченной инвентаризацией многих тропических флор). Поэтому ответить на вопрос, какие из перечисленных выше тенденций антропогенной трансформации флор имеют глобальный характер, а какие определяются климатическими, региональными и другими особенностями, можно будет лишь в будущем после проведения дальнейших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникин Ю. А. Изменения растительного покрова Волгоградской области под влиянием антропогенных процессов // Вопр. экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье: Структура и организация популяций и экосистем. Саратов, 1988. С. 30—33.

Балашев Л. С., Андриенко Т. Л., Кузмичев А. И., Григора Н. М. Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев, 1982. 292 с.

Бочкин В. Д. Адвентивные растения Московского участка Курской железной дороги // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 36—38.

Бочкин В. Д. Сравнительный анализ парциальных флор трех железных дорог г. Москвы // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 276—296.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Бурда Р. И. Опыт изучения флор-изолятов при сравнении антропогенно трансформированных региональных флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 252—261.

Вахрамеева М. Г. Состояние популяций некоторых редких видов при различных формах антропогенного воздействия // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны растений. Йошкар-Ола, 1991. С. 70—72.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. и др. Виды евразиатских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 35—43.

Вьюкова Н. А. Приуроченность адвентивных растений к фитоценозам Липецкой области // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 29—33.

Голуб В. Б., Синякина В. В. Изменения во флоре сосудистых растений горы Большая Богдо // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 98—102.

Голубев В. Н., Голубева Н. В. Эколого-биологическая структура адвентивной флоры Крыма // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 72—74.

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697—1713.

Груздев Б. И. Адвентивные растения в конкретных флорах тайги и тундры европейского северо-востока // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 25—26.

Гусев Ю. Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1569—1579.

Дидух Я. П. Роль антропогенного фактора в процессах видообразования представителей сем. *Rosaceae* в горном Крыму // Тез. докл. 8-го Делегатского съезда ВБО. Л., 1983. С. 18.

Дидух Я. П. Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1686—1698.

Дубина Д. В. Динамика флори і рослинності озера Биле (Одеська область) // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 1. С. 50—54.

Ефимова Т. П., Ильминских Н. Г. Причины исчезновения некоторых видов растений во флоре Удмуртии // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985. С. 50.

Живогляд А. Ф. Об изменениях во флоре Астраханского заповедника за последние 50 лет // Тр. Астрахан. гос. заповедника. 1970. Вып. 13. С. 168—177.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Игнатов М. С., Чичев А. В. Краткий анализ адвентивной флоры Московской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 30—31.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г., Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 261—269.

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Динамика флоры города Уфы за 60—80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 1—10.

Камелин Р. В. Принципы отбора редких видов для Красной книги // Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978. С. 60—67.

Кожевникова Л. И., Чагарная З. В. Динамика флоры Хреновской степи // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий. Воронеж, 1986. С. 77—89.

Козловская Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

Козловская Н. В., Парфенов В. И. Хорология флоры Белоруссии. Минск, 1972. 309 с.

Комахина Г. Л. К слежению за динамикой флоры Центрального Копетдага // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук 1987. № 6. С. 10—16.

Кондратюк Е. И., Тарабрин В. П., Бурда Р. И. Адвентивный и синантропный элементы в формировании современной флоры индустриального региона на юге европейской части СССР // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 66—68.

Корнась Я. Сучасні антропогенні зміни у флори Польщі // Укр. бот. журн. 1971. Т. 28. № 2. С. 167—173.

Котов М. И. Изменения во флоре г. Киева и его окрестностей за последние 200 лет // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 53—57.

Куваев В. Б., Шелгунова М. А., Константинов Л. К. Флора Знаменского: опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизированной флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.

Лисицина Л. И., Экзерцев В. А. Анализ флоры Волгоградского водохранилища // Биология внутренних вод. 1989. № 84. С. 15—18.

Любченко В. М., Бортняк Н. Н. Массовое проникновение в фитоценозы Среднего Приднепровья (Украинская ССР) некоторых североамериканских деревьев и кустарников // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 61—63.

Лякавичус А. А., Гуджинскас З. А., Мотекайтите В. Н. Неофиты во флоре Литвы // Там же. С. 22—24.

Мартыненко В. А., Груздев Б. И. Флора Тимано-Печорского региона и ее изменения при антропогенных воздействиях // Проблемы ботаники на европейском Северо-Востоке РСФСР. Сыктывкар, 1981. С. 3—14. Деп. в ВИНИТИ 20.07.81, № 35-96—81 деп.

Матвеев В. И. Динамика флоры Белого озера за последние 80 лет // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983. С. 62—71.

Нечаева Т. И. Динамика адвентивного элемента во флоре Приморского края // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 108—109.

Нухимовская Ю. К. Антропогенные воздействия на заповедники и синантропизация флор как форма их проявления // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. М., 1984. С. 7—50.

Парфенов В. И. Современная антропогенная динамика флоры и растительности Припятского Полесья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 10. С. 1377—1389.

Парфенов В. И. Флора Белорусского Полесья: современное состояние и тенденции развития. Минск, 1983. 295 с.

Парфенов В. И., Ким Г. А. Динамика лугово-болотной флоры и растительности Полесья под влиянием осушения. Минск, 1976. 190 с.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Плаксина Т. И. Результаты антропогенного воздействия на видовой состав флоры Жигулевского заповедника им. И. И. Спрыгина // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983. С. 71—76.

Саксонов С. В. Изменение видового состава флоры сосудистых растений островов Жигулевского заповедника // Растительный и животный мир заповедных островов. М., 1989. С. 183—185.

Саксонов С. В. Ревизия группы исчезнувших видов Жигулевского заповедника // Охрана и изучение редких видов в заповедниках. М., 1992. С. 44—60.

Тихомиров В. Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 3—6.

Харкевич С. С. Основные черты становления дальневосточного очага адвентивной флоры и синантропизации растительности // Там же. С. 89—91.

Хмелев К. Ф. Анализ флоры болот Центрального Черноземья // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1976. Т. 12. № 9. С. 78—83.

Хмелев К. Ф. Состояние и перспективы исследования растительных ресурсов Центрального Черноземья // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 4—9.

Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Тенденции антропогенной трансформации локальных флор южной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 21—30.

Чопик В. И. Флора и технический прогресс // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 281—289.

Швецов А. Н. Флора г. Москвы // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы: Тез. докл. междунар. совещ. Ульяновск, 1992. С. 113—114.

Шлотгауэр С. Д. Состояние адвентивной флоры Хабаровского края // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1989. С. 99—100.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Bednár V., Deyl Č., Travniček B. Vyhynulé a ohrožené taxony vyšših rostlin olomonska // Acta Univ. palak. olomuc. fac. rerum. nat. Biol. 1988. Vol. 93. N 28. P. 27—40.

Brandes D. Veranderungen in der Ruderalvegetation von Nordwestdeutschland // Wiss. Beitr. M.-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, 1987. H. 26. S. 84—110.

Brandes D., Hartwich W. Verluste der Stadtflora von Braunschweig zwischen 1900 und 1975 // Götting. Florst. Rundbriefe. 1976. Bd 9. H. 4. S. 123—127.

Dabrowska L. Zmiany florystyczne zachodzae w zborowiskach gorskich uzytkow zielonych po odwodnieniu terenu // Acta agr. et. silv. Ser. agr. 1986 (87). Vol. 25. P. 29—40.

Dierssen K. Zum Wandel der Gefäßpflanzen flora Schleswig-Holstein und ihre Ursache // Heimat. 1983. Bd 90. H. 6. S. 170—179.

Dony J. Changes in the flora of Bedfordshir, England, from 1798 to 1976 // Biol. Conserv. 1977. Vol. 11. P. 307—320.

Elias P. Changes in synanthropic flora and vegetation of western Slovakia throughout last fourty years // Wiss. Beitr. M.-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, 1987. H. 26. S. 158—175.

Erkamo V. Helsingin Vanhankaupungin kulttuurinseura-laiskasviston taantumisesta // Luonnon tutkija. 1979. Vol. 83. N 1. P. 4—5.

Ferakova V., Jarolimek I. Anthropogenic changes in flora and vegetation of Bratislava // Wiss. Beitr. M.-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, 1987. H. 26. P. 145—157.

Fischer W. Floren- und Vegetationswandel im Havelgebiet westlich von Werder (Bezirk Potsdam) mit besonderer Berucksichtigung des Zeitabschnittes von 1965 bis 1985 // Hercynia. 1987. Bd 24. H. 3. S. 340—345.

Fries M. Aspect of floristic changes in connection with the development of the cultural landscape // Oikos. 1969. Vol. 20. N 12. P. 29—34.

Fukarek F. Pflanzenwelt der Erde. Leipzig, 1979. 290 S.

Gödde M. Veränderung der ruderalen Flora des engeren Stadtgebietes von Münster im Zeitraum von 35 Jahren // Natur und Heimat. 1982. Bd 42. H. 4. S. 39—44.

Greuter W. Extinctions in Mediterranean areas // Phil. Trans. Roy. Soc. 1994. Vol. 344. N 1307. P. 41—46.

Gutte P. Der Florenwandel im Stadtgebiet von Leipzig // Teuxenia. 1990. H. 10. S. 57—65.

Holland M., Sorrie B. Floristic dynamics of a small island complex in Lake Winnipesaukee, New Hampshir // Rhodora. 1989. Vol. 91. N 868. P. 315—338.

Huber W. Zur Ausbreitung von Blütenpflanzenarten an Sekundärstandorten der Nordschweiz // Bot. new. 1992. Bd 102. H. 1. S. 93—108.

Jackowiak B. Rozmieszszenie roślin naczyniowych na terenie miasta Poznania // Bad. fizjogr. Pol. zachod. 1992. Vol. 41. P. 5—40.

Jäger E. Veränderungen des Artenbestandes von Floren unter Einfluß des Menschen // Biol. Rundschau. 1977. Bd 15. H. 5. S. 287—300.

Jäger E. Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. Bd 180. H. 1-2. S. 101—131.

Kääntonen M. Melon voimalan tuhoamaa Nokianvirran varren kasvistoa // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1982. Vol. 58. N 3. P. 91—96.

Keller H., Hartmann J. Ausgestorbene, gefährdete und seltene Farn- und Blütenpflanzen im Kanton Aargau: Rote Liste Aargau // Aarganische naturforsch. Ges. Festschr. Aargau. 1986. Bd 31. S. 189—215.

Kohler A., Zeller M., Zeltner G. Veränderungen von Flora und Vegetation im Fließgewässersystem der Moosach (Münchener Ebene) 1970—1985 // Ber. Bayer. bot. Ges. 1987. Bd 58. S. 115—137.

Kornaš J. Man's impact upon the flora: processes and effects // Mem. zool. 1982. Vol. 37. P. 11—30.

Lammert F. Landwirtschaft und Okologie // Geogr. heute. 1984. Bd 5. H. 24. S. 14—18.

Landolt E. Veränderungen der Flora der Stadt Zürich in der letzten 150 Jahren // Bauhinia. 1992. H. 10. S. 149—164.

Lawalrèe A. L'appauvrissement de la flora belge // Bull. Jard. bot. nat. Belg. 1971. Vol. 41. N 1. P. 167—197.

Moore D. Changes in the marsh and aquatic vascular flora of East Harbor State Park, Ottawa County, Ohio, since 1895 // Ohio J. Sci. 1976. Vol. 76. N 2. P. 78—86.

Nilsson C. Floraförändringar vid vattenkraftutbyggnad // Sven. bot. tidskr. 1979. Vol. 73. N 4. P. 266—274.

Nowak K. Flora strefy podmiejskiej Warszawy // Monogr. bot. 1983. Vol. 64. P. 1—312.

Odland A. Charateristics of the Aurland flora and consequences of the regulation // Nor. geogr. tidsskr. 1994. Vol. 48. N 1-2. P. 29—37.

Ouren T. Om skipsfartend betydnind for norges flora // Blyttia. 1959. Vol. 17. N 4. P. 97—118.

Perring E., Hampton F., Classey E. The flora of a changing Britan. London, 1970. 157 p.

Petersen P. Changes of the vascular plant flora and vegetation in a protected Danish mire, Maglemose, 1913—1979 // Bot. tidsskr. 1980. Vol. 75. N 1. P. 77—88.

Pickard J. Exotic plants on Lord Howe Islands: distribution in space and time, 1853—1981 // J. Biogeogr. 1984. Vol. 11. N 3. P. 1811—2000.

Pike R., Hodgdon A. Changes in flora of the Machias Seal Island // Rhodora. 1962. Vol. 64. N 760. P. 340—350.

Primavesi A. Changes in the flora of part of Leiostershir since 1884 // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1967. Vol. 6. N 4. P. 343—347.

Radulovič S. Anthropogeni uticaj na sastav flore Ade Ciganlije // Glass. Šumar. fak. Univ. Beogradu. 1984. Vol. 63. P. 48—52.

Robinson G., Yurlina M., Handels S. A century of change in the Staten Island flora: ecological correlates of species losses and invasions // Bull. Torrey Bol. Club. 1994. Vol. 121. N 2. P. 119—129.

Runge F. Weitere Änderungen der Flora des Naturschutzgebietes «Heiliges Meer» bei Hopsten // Natur und Heimat. 1967. Bd 27. H. 3. S. 129—135.

Runge F. Die Änderungen der Flora Westfalens in der letzten 125 Jahren // Natur- und Landschaftsk. Westfalen. 1977. Bd 13. H. 2. S. 53—64.

Rybniček K., Rybničková E. Past human activity as a florogenetic factor in Czechoslovakia. A review // Acta Bot. Fenn. 1992. N 144. P. 59—62.

Sanders R., Stuessy T., Marticorena C. Recent changes in the flora of the Juan Fernandez Islands, Chile // Taxon. 1982. Vol. 31. N 2. P. 284—289.

Schellhammer L. Floristische-ökologische Untersuchungen 1987—1990 und Vergleich mit der Situation 1964 im Naturschutzgebiet Eschefelder Teiche // Mauritiana. 1993. Bd 14. H. 3. S. 255—268.

Scholz H. Die Veränderungen in der Ruderalflora Berlins. Ein Beitrag zur jüngsten Florengeschichte // Willdenowia. 1960. Bd 2. H. 3. S. 379—397.

Srivastava J. On the recent introductions in the flora of Purnea (Bihar) // J. Indian Bot. Soc. 1956. Vol. 35. N 3. P. 308—322.

Sudnik-Wojcikowska B. Dynamik der Warschauer Flora in den letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. H. 1. S. 7—23.

Sukopp H. Verluste der Berliner Flora wärend der letzten hundert Jahren // Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin, 1966. Bd 6. H. 1-3. S. 126—136.

Sukopp H. Dynamik und Konstanz in der Flora der Bundesrepublik Deutschland // Schrifteur. Vegetationsk. 1976. H. 10. S. 9—26.

Suominen J., Hämet-Ahti L. Ihmistoiminnan varhaisesta vaikutuksesta Suomen kasvistoon // Mem. Soc. fauna et flora Fenn. 1988. Vol. 64. N 1. P. 11—14.

Terpo A., Egyedné B. A magyar flora szubspontan fas növénei // Kertész. egyet. közl. 1983 (1985). Vol. 47. P. 117—126.

Thomas W. Änderungen der Flora des NSG «Venner Moor» in den letzten 44 Jahren // Natur und Heimat. 1983. Bd 43. H. 2. S. 48—52.

Volker R., Smith S. Changes in the aquatic vascular flora of Lake East Okoboji in historic times // Proc. Iowa Acad. Sci. 1965. Vol. 72. P. 65—72.

Wade P., Beresford J., Blease D. Changes in the aquatic flora of Pull Wyke Bay and the grass holm area of lake windermere // Watsonia. 1981. Vol. 13. N 4. P. 324—325.

Weeda E. Invasions of vascular plants and mosses in to the Netherlands // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 1987. Vol. 90. N 1. P. 19—29.

Westhoff V. Die Verarmung der niderlandischen Gefäßpflanzenflora in den letzten 50 Jahre und ihre teilweise Erhaltung in Naturreservaten // Schrifteur. Vegetationsk. 1976. H. 10. S. 63—73.

Yahara T. In Japan, 17 of native plant species are extinct or threatened with extinction // Dev. Ecol. Persrect. 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol. (Yokohama, Aug. 23—30, 1990). Yokohama, 1990. P. 442.

Zimmermann F. Beobachtungen der Flora im Bereich von Berlin (West) in der Jahren 1947 bis 1981 // Verh. Berlin Bot. Ver. 1981. Bd 1. S. 1—240.

Zimmermann-Pawlowsky A. Flora und Vegetation von Euskirchen und ihre Veränderungen in den letzten 70 Jahren // Decheniana. 1985. Bd 138. S. 17—37.

Саратовский государственный
университет

Получено 24 III 1998

SUMMARY

The review of the problem of flora anthropogenic transformation is presented. The transformation of the aborigenal flora and flora's synanthropisation are considered. The ways of drift and stages of naturalisation of the adventive species as well as patterns of their invasion in natural phytocoenoses are analysed.

УДК 581.4

© Н. П. Савиных

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ, МОРФОГЕНЕЗ *VERONICA GENTIANOIDES* (*SCROPHULARIACEAE*) И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛУРОЗЕТОЧНЫХ ТРАВ

N. P. SAVINYKH. SHOOT FORMATION, MORPHOGENESIS OF *VERONICA GENTIANOIDES* (*SCROPHULARIACEAE*) AND THE ORIGIN OF SEMIROSETTE HERBS

В строении полурозеточных полициклических монокарпических побегов *Veronica gentianoides*, развивающихся по симподиальной полурозеточной модели побегообразования, выделены средняя и нижняя зоны торможения, зоны возобновления, скрыто-генеративная и соцветие. Отмечена поливариантность в строении побегов и онтоморфогенезе растения. Намечен путь преобразования кустарничка с удлиненными побегами и соцветием — двойной фрондозной гомеотетической кистью в травянистый многолетник с полициклическими полурозеточными побегами и терминальным соцветием. Основные модусы этих преобразований: терминальная, медиальная и базальная девиации в малом жизненном цикле и геофилия.

Ключевые слова: жизненная форма, побегообразование, соцветие, *Veronica*.

Центральными вопросами в обсуждении эволюции видов рода *Veronica* L. являются проблемы исходного типа соцветия и жизненной формы. T. Yamazaki (1957) и Н. Н. Цвелев (1982) первичной в роде считают розеточную или полурозеточную жизненную форму. Я. И. Проханов (1965), Т. И. Серебрякова, Т. Н. Кагарлицкая (1972), А. Г. Еленевский (1978) выдвигают в качестве исходной жизненной формы для видов рода *Veronica* и близких родов *Hebe* Commers. ex Juss. и *Leptandra* Nutt. кустарники с ортотропными удлиненными полициклическими побегами. Наши исследования (Савиных, 1979, 1982, 1986, 1988, 1991, 1993) также подтверждают эту гипотезу.

Относительно исходного соцветия у вероник в литературе обсуждаются 3 точки зрения. Е. В. Вульф (1915), H. Rompp (1928), Yamazaki (1957), U. Hamann (1960), J. Sell (1964a, b), Серебрякова, Кагарлицкая (1972) считают первичными в роде терминальное (верхушечное) соцветие. Еленевский (1975, 1978) предполагает, что исходными могли быть виды с латеральными (пазушными) соцветиями. По мнению H. Stauffer (1965), исходная форма всего рода *Veronica* могла обладать как латеральными, так и терминальными соцветиями.

Общим недостатком многих работ является изучение соцветий вероник в отрыве от вегетативной части монокарпического побега, без учета общего строения побегов и их систем, «моделей побегообразования» (термин Т. И. Серебряковой, 1977). Таким образом, побегообразование вероник практически не изучено. Исключение составляют исследования Кагарлицкой (1981), Серебряковой и Кагарлицкой (1972) по видам секции *Pseudo-Lysimachium* Koch. и наши работы по изучению вероник секций *Veronica* (Савиных, 1979, 1982), *Beccabunga* (Hill.) Griseb. (Савиных, 1993), *Alsinebe* Griseb. и *Alsinoides* Koch. (Савиных, 1989, 1991), *Veronicastrum* Koch. (Савиных, 1992).

В связи с указанными проблемами представляет определенный интерес изучение морфологии видов секции *Veronicastrum*, которая насчитывает 38 видов, объединенных в 12 подсекций. Эти вероники широко распространены в Палеарктике. Особую роль они играют в центральной Азии и Гималаях (Еленевский, 1978).

Вероники этой секции — кустарнички (подсекция *Fruticulosae* Benth.); полукустарнички (подсекция *Tianschanicae* Boriss. ex A. Jelen.); длиннопобеговые многолетние травы: стелющиеся (подсекции *Saturejoides* A. Jelen., *Diffusae* Benth.) и корневищные (подсекции *Serpyllifoliae* (Rompp) A. Jelen., *Gouani* Moretti, *Minutae* Boriss. ex A. Jelen.). Наряду с длиннопобеговыми травами в секции есть виды с полурозеточными побегами — *Veronica bellidioides* L. (подсекция *Alpinae* Benth.), все виды подсекции *Veronicastrum*. Наблюдается тенденция к образованию розеточных побегов у *V. densiflora* L. (подсекция *Densiflorae* A. Jelen.). Все розеточные травы этой секции — высокогорные или тундровые растения.

Почти у всех видов соцветия терминальные: фрондулозно-брактеозные или брактеозные открытые кисти. Тем не менее у видов в подсекциях *Gouani* и *Minutae* встречаются особи как с терминальными, так и с латеральными парциальными кистями, а соцветие в целом — фрондулозно-брактеозная гетеротетическая двойная кисть (по терминологии А. А. Федорова и З. Т. Артюшенко, 1979).

Настоящее сообщение посвящено полурозеточным травам из подсекции *Veronicastrum*, которая включает в себя виды *V. gentianoides* Vahl., *V. imeretica* Kem.-Nat., *V. schistosa* E. Busch. Все они имеют одну жизненную форму и модель побегообразования. Это корневищные полурозеточные травы с терминальным соцветием — открытой брактеозной или фрондулозно-брактеозной кистью. Побеги их развиваются по симподиальной полурозеточной модели (термин Серебряковой, 1977).

Материал и методика

Модельным видом послужила вероника горечавковая *V. gentianoides*, распространенная в Крыму и на Кавказе (за исключением Карачаево-Черкесской автономной области, Ставропольского края и Кабристана); встречается также в Турции и Иране. В Крыму эта вероника произрастает на яйле, на Кавказе — в пределах лесного, субальпийского и альпийского поясов.

Материал для исследования собран нами непосредственно в природе: в Крыму — на яйле Чатыр-Дага, на Кавказе — в верхнем лесном поясе. Кроме того, выращивали растения из семян в Ботаническом саду Вятского государственного педагогического университета. Изучено более 50 особей разного возраста с Кавказа и 80 из Крыма, проанализировано строение особей и побегов по гербариям Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) и Московского педагогического государственного университета им. В. И. Ленина (MOSP).

Обработку материала проводили по методике И. Г. Серебрякова (1954, 1964). При характеристике побегообразования и онтоморфогенеза использованы терминология и подходы, предложенные рядом авторов: зоны в строении побега выделены на основе работ W. Troll (1957, 1964), Серебряковой (1971), Л. С. Мусиной (1977), И. В. Борисовой, Т. А. Поповой (1990); при характеристике побега по числу соцветий, плодоношений, длительности нарастания и фаз развития использована терминология Серебрякова (1952, 1959); описание фаз онтоморфогенеза сделано с позиции О. В. Смирновой с соавт. (1976), вегетативного размножения — Т. А. Работнова (1950, 1969), Смирновой с соавт. (1976).

Строение и развитие побегов *Veronica gentianoides*

Монокарпические побеги *V. gentianoides* полурозеточные полициклические. Корневище состоит из большого числа сближенных метамеров, каждый из которых имеет по 2 пазушные почки, содержащие 3 пары зачатков листьев и конус нарастания. Эти почки обычно спящие, они есть на самых старых частях корневища. Годичные приросты определяются с трудом по слабо заметным изменениям длины междоузлий. Растения, имеющие относительный возраст более 5 лет, не обнаружены. Это обусловлено ранним отмиранием базальных участков корневищ. Они втягиваются в почву

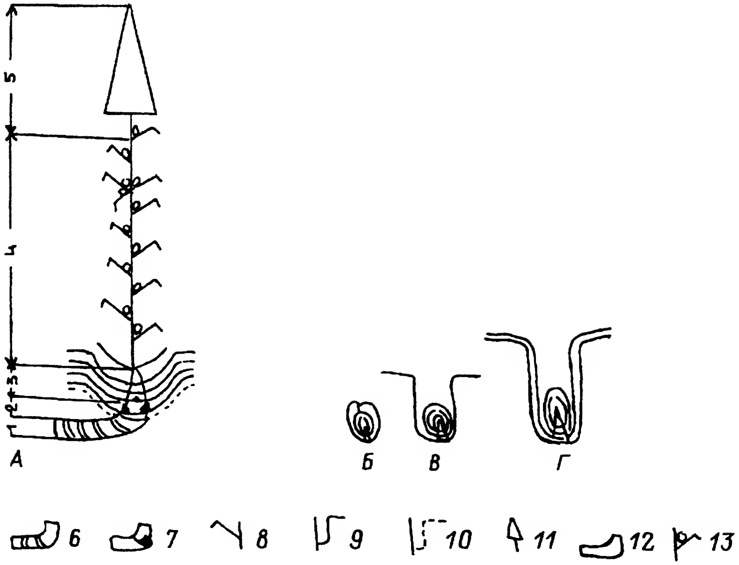


Рис. 1. Строение побега *Veronica gentianoides* (*А*) и развитие розетки листьев (*Б—Г*).

1 — нижняя зона торможения, *2* — зона возобновления, *3* — средняя зона торможения, *4* — скрыто-генеративная зона, *5* — соцветие, *6* — границы годичных приростов, *7* — почки возобновления, *8* — листья на удлиненной части побега (листья переходного типа), *9* — листья розеточной части побега, *10* — отмершие листья, *11* — соцветие, *12* — эпигеогенное корневище, *13* — зачатки соцветий или цветков.

придаточными корнями. На поверхности почвы располагается розеточная часть побега с зелеными листьями. Она состоит из 3—4 метамеров. Основания 2 пар супротивно расположенных листьев образуют трубку (рис. 1, *А*). Она плотно обхватывает стебель, а листовые пластинки отгибаются от стебля значительно выше узла следующего метамера (рис. 1, *А—Г*). По направлению к верхушке побега длина междоузлий увеличивается, длина трубки уменьшается. Некоторые междоузлия достигают в длину 10—25 мм. Самые верхние листья в составе розеточной части трубку не образуют. У нижних она разрывается по мере нарастания стебля в толщину и увеличения числа листьев.

В пазухах каждого листа розеточной части побега есть почка. Судьба почек зависит от состояния апикальной меристемы исходного побега: до перехода его к цветению почки обычно не трогаются в рост. После заложения соцветия из почек средних листьев розетки образуются 1—3 побега возобновления. Во время цветения исходного побега они имеют небольшие размеры — от 10 до 25 мм. Но и эта длина — всего лишь высота трубки, а не стебля, который вырастает к этому времени только на несколько миллиметров (рис. 1, *В*). Листовые пластинки первой пары листьев отгибаются. Все остальные скрыты трубкой. В дальнейшем вытягивается трубка второго листа (рис. 1, *Г*), листовые пластинки отгибаются на высоте около 35 мм, а длина стебля при этом 3—5 мм. В результате образования такой трубки при незначительной длине стебля листовые пластинки довольно высоко выносятся над поверхностью почвы, а апикальная меристема имеет надежную защиту от иссушения, действия ультрафиолетовых лучей, ветров, низких температур в высокогорьях.

Очевидно, что розеточная часть побега *V. gentianoides* функционально неоднородна. Базальная ее часть (1—2 метамера) входит в состав «нижней зоны торможения», по терминологии Мусиной (1977), Борисовой, Поповой (1990). Один-три центральных метамера представляют зону возобновления, а самые верхние включаются в «среднюю зону торможения» (по: Борисова, Попова, 1990).

На удлиненной части побега формируются 2 типа листьев: сидячие, с меньшими, чем у срединных листьев, пластинками на вегетативной части побега до соцветия

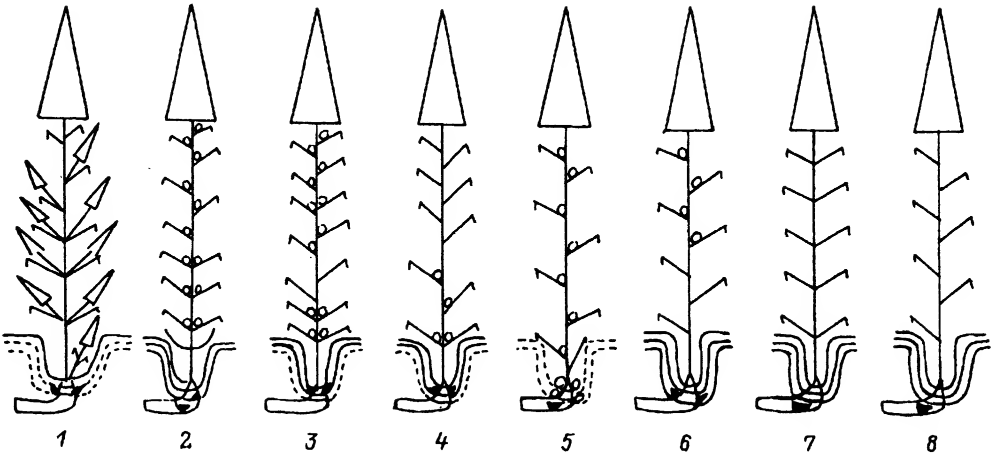


Рис. 2. Поливариантность побегов *Veronica gentianoides* (*1—8*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

(листья переходного типа); и брактеи — прицветники. Длина междоузлий меняется от 8—10 мм у основания до 20—30 мм на границе с соцветием. Часто с образованием длинных междоузлий супротивное листорасположение меняется на очередное. Первые метамеры удлиненной части побега скрыты трубкой.

В пазухах очередных листьев, как правило, всегда есть зачатки цветков или небольших двуцветковых соцветий. Ни цветки, ни соцветия в этой части обычно полностью не развиваются. Заканчивается удлиненная часть побега терминальным соцветием — открытой брактеозной кистью.

Очевидно, функционально неоднородна и удлиненная часть побега. Считаем целесообразным выделить в ней скрыто-генеративную зону (метамеры, в пазухах которых хотя и не развиваются, но все же закладываются цветки и соцветия) и соцветие. Выделение скрыто-генеративной зоны кажется нам возможным в связи с тем, что, хотя и крайне редко, мы наблюдали в Крыму и в искусственных посадках образование сложных соцветий у этого вида (рис. 2, *1*).

Таким образом, в строении монокарпического побега *V. gentianoides* выделены следующие 5 зон: нижняя зона торможения — эпигеогенное корневище и 1—2 базальных метамера розеточной части, зона возобновления — 1—2 средних метамера розеточной части, средняя зона торможения — верхние метамеры розеточной части и базальный участок удлиненной части без зачатков соцветий, скрыто-генеративная зона, соцветие (рис. 1, *А*).

В своем развитии побег *V. gentianoides* проходит ряд фаз. Фаза почки продолжается около 1 года, так как побеги возобновления образуются из зимующих почек регулярного возобновления. Фаза вегетативного ассимилирующего побега — одноосный моноподиальный розеточный побег, развивающий ежегодно по 3—4 пары зеленых листьев. Емкость верхушечной почки — 4—6 зачатков листьев и конус нарастания. Эта фаза может продолжаться до 4—6 лет в зависимости от возрастного состояния особи: последовательно развертываются новые листья, старые отмирают, а метамеры розеточной части включаются в состав эпигеогенного корневища. При выращивании из семян эта фаза сокращается до 2—3 лет, иногда побеги зацветают и на следующий год.

Во время цветения побеги *V. gentianoides* — типичные полурозеточные. Фаза цветоносного побега продолжается в течение небольшой части вегетационного периода. После созревания семян побеги отмирают с дистального конца до зоны возобновления.

Наряду с побегами, имеющими описанный тип строения и развития, в природе встречаются и другие типы. Условно мы поделили их на следующие группы.

1. Одновременно с терминальной кистью на побеге есть латеральные кисти и паракладии. Паракладии образуются в пазухах самых последних листьев розеточной части побега. Далее вверх по побегу в пазухах всех листьев располагаются боковые соцветия — открытые брактеозные кисти. Супротивное листорасположение сменяется очередным. Эта вегетативно-генеративная зона побега отделяется от терминального соцветия 1—2 вегетативными метамерами (рис. 2, *1*). По терминологии Борисовой и Поповой (1990), это «верхняя зона торможения». Такие растения встречаются нечасто. В строении их побегов выделяются нижняя зона торможения, зона возобновления, вегетативно-генеративная зона, верхняя зона торможения и соцветие.

2. Побег заканчивается терминальной кистью. На удлиненной части есть зачатки цветков, но расположены они на разных ее участках и при различном листорасположении. У одних растений зачатки цветков и соцветий есть в пазухах всех листьев скрыто-генеративной зоны и при супротивном, и при очередном листорасположении (рис. 2, *2*). У других зачатки цветков расположены в пазухах верхних и нижних листьев скрыто-генеративной зоны, но их нет в пазухах листьев нескольких средних метамеров при том же листорасположении (рис. 2, *3*). У некоторых растений зачатки цветков отмечены только в пазухах листьев 3—4 базальных метамеров удлиненной части побега при очередном листорасположении (рис. 2, *4*). Иногда зачатки цветков располагаются даже в пазухах отмерших розеточных листьев, верхние из которых расположены не супротивно, а поочередно. Есть зачатки цветков и на всей удлиненной части побега. Побеги возобновления образуются в этом случае из ближайших к розеточной части спящих почек на корневище (рис. 2, *5*). Такое строение побегов связано с разной степенью выраженности скрыто-генеративной зоны.

3. Соцветие — терминальная кисть. Листорасположение на удлиненной части побега очередное; в пазухах прилежащих к соцветию листьев есть зачатки цветков; побеги возобновления могут образовываться из спящих почек на корневище (рис. 2, *6*). В строении этих побегов выделяются зоны: нижняя торможения, возобновления, средняя торможения, скрыто-генеративная и соцветие.

4. Соцветие — терминальная кисть. Листорасположение на удлиненной части побега очередное или супротивное; в пазухах листьев нет зачатков цветков; побеги возобновления могут образовываться из спящих почек на корневище особенно при очередном листорасположении (рис. 2, *7*, *8*). В строении этих побегов выделяются зоны: нижняя торможения, возобновления, средняя торможения и соцветие. Полагаем, что поливариантность в строении побегов и, как будет показано в дальнейшем, онтоморфогенезе у *V. gentianoides* не связана с экологией, поскольку растения и в Крыму, и на Кавказе были собраны в одной ценопопуляции. Вероятно, разное строение побегов и особей связано с особенностями их морфогенеза и разнокачественностью семян.

Строение особей *Veronica gentianoides*

V. gentianoides — типичное ковровое растение, поднимающееся на Кавказе среди каменных россыпей до высоты 3800 м над ур. м. Плотность популяций в зависимости от высотного пояса составляет от 75 до 150 «розеток» на 1 м^2, число цветущих побегов на выборку — от 10 до 20 % (Тумаджанов и др., 1972).

И вегетативные, и цветущие особи чаще одноосные растения, так как морфологическая дезинтеграция этой вероники ранняя полная неспециализированная. Строение особей в составе клона различно. Генеративные особи кроме описанных уже различий в строении монокарпических побегов различаются по строению базальной части. Они могут быть в виде одноосных растений (рис. 3, *6*, *14*) и систем из разного числа цветущих полурозеточных побегов (рис. 3, *7*, *11—13*, *18*). Корреляций степени ветвления со строением побегов мы не обнаружили.

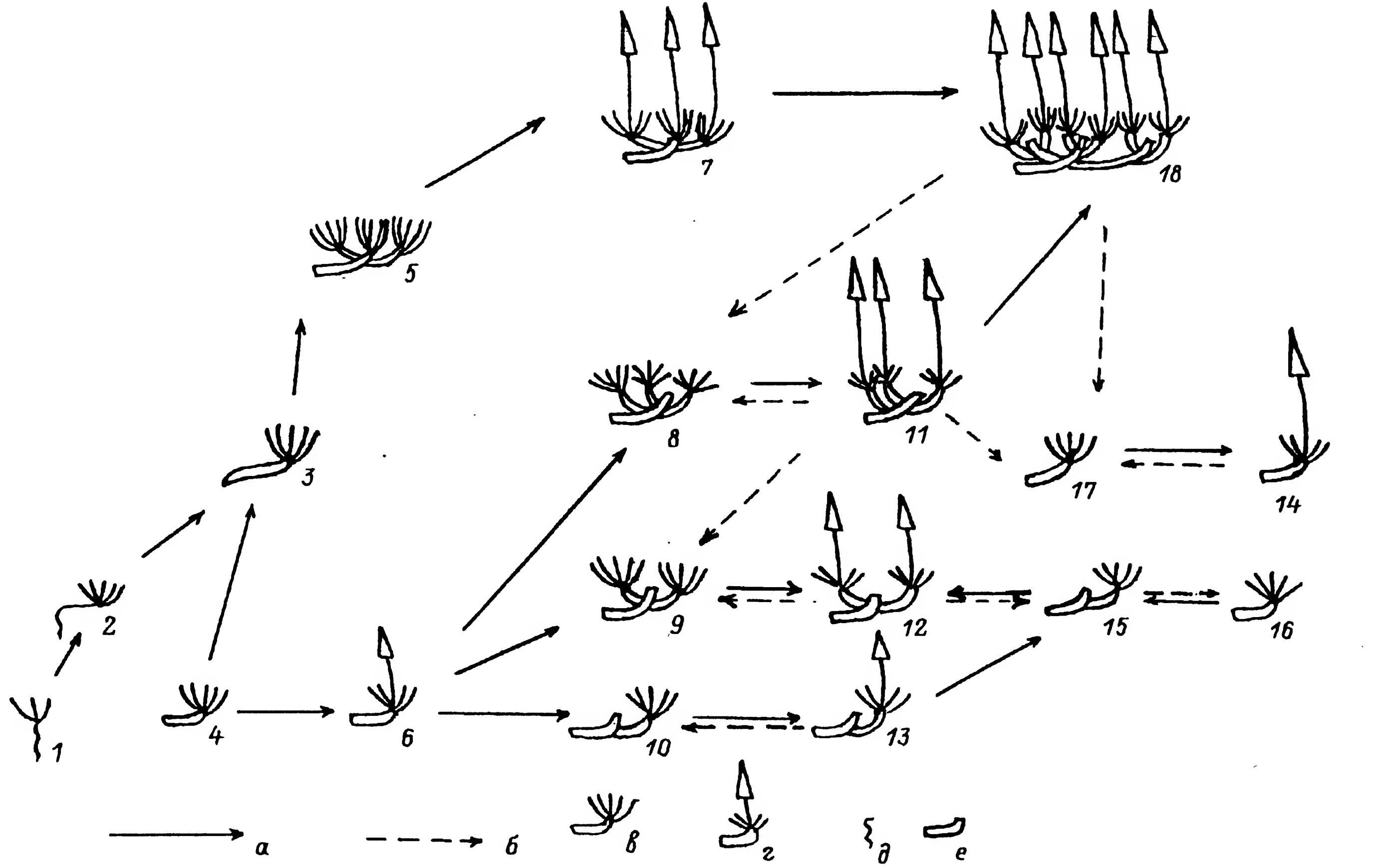


Рис. 3. Схема онтоморфогенеза *Veronica gentianoides*.

1—18 — фазы морфогенеза (объяснение в тексте); *а* — направление преобразования особей в ходе онтоморфогенеза, *б* — направление морфологической дезинтеграции, *в* — вегетативные розеточные побеги, *г* — генеративные полурозеточные побеги, *д* — главный корень, *е* — остаток эпигеогенного корневища.

Вегетативные особи в составе клона также не однотипны. Они различаются по степени ветвления, длине междоузлий корневища, состоянию верхушечной и боковых почек, размерам листьев. С учетом этих признаков отчетливо выделяются 2 группы особей.

У особей первой группы длина междоузлий на корневище 3—5 мм, верхушечная почка состоит из 4—6 листовых зачатков и конуса нарастания; соотношение длины и ширины листа 5 : 1; у некоторых особей образуются боковые побеги.

У особей второй группы длина междоузлий на корневище около 1 мм, верхушечная почка состоит из 2—4 листовых зачатков и конуса нарастания; соотношение длины и ширины листа 3 : 1. Боковые почки находятся в состоянии покоя. У некоторых особей конус нарастания плоский. Подобное строение конуса нарастания мы наблюдали у побегов *V. officinalis* L. (Савиных, 1978) и *V. anagallis-aquatica* L. в конце цикла их развития. Вероятно, и у *V. gentianoides* такое строение конуса нарастания можно рассматривать как окончание деятельности апикальной меристемы побега.

По нашему мнению, особи этих групп имеют разный абсолютный возраст. Особи первой группы — растения более молодые, возникшие в результате вегетативного размножения молодых и зрелых генеративных особей. В будущем они наверняка станут генеративными. Рассматриваемое состояние — перерыв в цветении. Он обусловлен тем, что исходная генеративная особь разделилась на ряд дочерних, побеги которых еще находятся в фазе вегетативного ассимилирующего. Такое развитие характерно для многих вегетативно-подвижных растений с ранней полной неспециализированной морфологической дезинтеграцией и полициклическими побегами (Работнов, 1950). Именно так происходит и у *V. officinalis* (Савиных, 1978).

Особи второй группы имеют больший абсолютный возраст. Они возникают, по-видимому, в ходе вегетативного размножения позднегенеративных особей. Судьба растений этой группы может быть различной. После формирования в течение нескольких лет вегетативных годичных побегов они смогут вновь зацвести (рис. 3, *14*, *17*). Другие, особенно с плоским конусом нарастания, не зацветают, оставаясь побегами с неполным циклом развития (Серебряков, 1952), перевершиниваются несколько раз, а затем отмирают. Внешне, как и у *V. officinalis*, *V. incana* L., *V. spicata* L., они выглядят как «отпад». По-видимому, эти особи можно считать сенильными.

Онтоморфогенез *Veronica gentianoides*

В природе мы не встретили много особей семенного происхождения. И. И. Туманджанов с соавт. (1972) указывают, что семенные особи отмирают в большом количестве к концу вегетационного периода: выживаемость всходов к концу лета редко выше 5—7 %.

Анализ отдельных, предположительно семенных, растений, а также выращенных из семян, показал, что на начальных этапах онтогенеза особи *V. gentianoides*, как и многих других видов вероник, не однотипны. Они различаются по степени ветвления главного побега. Некоторые одноосные вегетативные и при переходе в генеративное состояние остаются таковыми (рис. 3, *4*, *6*). Другие уже в имматурном и виргинильном возрастных состояниях имеют вид разветвленных растений из розеточных вегетативных побегов (рис. 3, *5*). Поэтому в онтоморфогенезе *V. gentianoides* мы выделяем несколько вариантов. Разные варианты (поливариантность) онтоморфогенеза описаны для многих растений (Жукова, 1995). Различаются варианты по последовательности прохождения фаз онтоморфогенеза. Остановимся на характеристике последних у *V. gentianoides*.

Одноосное вегетативное розеточное растение — семенные растения с междоузлиями от 3 до 5 мм, крупными листьями (соотношение длины и ширины 5 : 1), верхушечной почкой емкостью 5—6 зачатков листьев, возрастом до 5 лет (рис. 3, *3*, *4*). Это ювенильные и виргинильные растения.

Первичный куст из вегетативных розеточных побегов. Главный побег при этом сохраняется и развивается параллельно боковым. Возраст особей до 9 лет. Это имматурные и виргинильные особи (рис. 3, *5*).

Первичный куст из полурозеточных генеративных побегов (рис. 3, *7*). Возраст особей 7—10 лет. Это растения в молодом генеративном возрастном состоянии. В дальнейшем на основе каждого генеративного побега такого растения формируется система из 1—3 боковых сначала вегетативных розеточных, а затем генеративных полурозеточных побегов. Морфологическая целостность особи сохраняется. Такой куст мы назвали рыхлым (рис. 3, *18*).

У некоторых растений за счет более быстрого зацветания побегов образуются не только рыхлые кусты, но и куртины. Иногда у них образуются гипогеогенные корневища. Это способствует разрастанию особи и удалению дочерних побегов от исходного.

В природе подобных куртин мы не находили, не описаны они и в работах Тумаджанова с соавт. (1969, 1972, 1975, 1977). Рыхлые кусты в природе также встречаются нечасто. Иногда растение ветвится уже в генеративном возрастном состоянии. Для таких особей мы выделяем еще одну фазу онтоморфогенеза — одноосное генеративное растение с полурозеточным побегом. Это одна из разновидностей молодых генеративных растений (рис. 3, *6*).

Подобные особи могут иметь и вегетативное происхождение: образуются в результате дезинтеграции исходного материнского растения (рис. 3, *14*). После цветения таких растений образуются разветвленные до второго порядка особи из 1—3 сначала вегетативных розеточных (рис. 3, *8—10*), позднее генеративных полурозеточных (рис. 3, *11—13*) побегов. Это особи зрелого генеративного возрастного состояния в фазе клона.

Таким образом, в онтоморфогенезе *V. gentianoides* можно выделить следующие фазы: одноосное вегетативное розеточное растение, одноосное генеративное растение с полурозеточным побегом, первичный куст, рыхлый куст, куртина, клон. В зависимости от фаз и их последовательности выделяем следующие варианты онтоморфогенеза у *V. gentianoides*.

1. Одноосное вегетативное розеточное растение — одноосное генеративное растение с полурозеточным побегом — куст из вегетативных розеточных побегов — куст из генеративных полурозеточных побегов (рис. 3, *1—4*, *6*, *8—13*). Далее наступает дезинтеграция. Позднее на основе каждого исходного побега формируются растения с разным числом побегов возобновления. Такое развитие *V. gentianoides* наиболее обычно в природе.
2. Одноосное вегетативное розеточное растение — первичный куст из вегетативных розеточных побегов — первичный куст из генеративных полурозеточных побегов — рыхлый куст из вегетативных розеточных побегов — рыхлый куст из генеративных полурозеточных побегов (рис. 3, *1—3*, *5*, *7*, *18*). Далее наступает дезинтеграция, и растение переходит в фазу клона, в составе которого встречаются все описанные выше особи (рис. 3, *8—17*). На основе каждого цветущего побега к концу вегетационного периода образуется система из 1—3 вегетативных розеточных побегов, которые в дальнейшем зацветают, а позднее растение опять распадается на ряд дочерних. Такой ход онтоморфогенеза можно наблюдать у молодых растений на щебнистых местообитаниях и на осыпях, при засыпании побегов субстратом, а также в культуре.
3. Одноосное вегетативное розеточное растение — одноосное генеративное растение с полурозеточным побегом, у которого после цветения также образуется лишь один побег возобновления, и так далее (рис. 3, *4*, *6*, *10*, *13*, *15*). Этот вариант онтоморфогенеза в природе встречается редко.

Большинство вегетативных особей в составе клона в дальнейшем, по-видимому, зацветают. Но, как уже указывалось, некоторые из них отмирают, переходя прежде в сенильное возрастное состояние (рис. 3, *15*, *16*). Таким образом, для генеративных особей *V. gentianoides* характерен перерыв в цветении; омоложение особей значительно, но не бесконечно. Бóльшую часть онтогенеза это растение проходит в фазе клона. Поливариантность онтоморфогенеза *V. gentianoides* обусловлена особенностями развития на начальных этапах, в прегенеративном периоде и в раннегенеративном возрастном состоянии генеративного периода.

Возможные пути происхождения полурозеточных трав в секции *Veronicastrum* рода *Veronica*

Вопросам биологического разнообразия и происхождения полиплоидного комплекса *V. gentianoides* посвящены работы Тумаджанова, Беридзе (1969, 1972); Беридзе (1972); Тумаджанова, Беридзе, А. И. Погосян (1975, 1977). На основании изучения кавказских популяций *V. gentianoides* и *V. schistosa* они пришли к следующим заключениям.

1. Родоначальные диплоидные формы *V. gentianoides* обитали в третичных лесах Кавказа.

2. Полиплоидный комплекс *V. gentianoides* сформировался в составе петрофитной флоры известняковых скалистых нагорий и островов, возникавших в той части Древнего Тетиса, на месте которой простираются в настоящее время горы Малой Азии, Кавказа и Крыма.

3. Вид *V. schistosa* возник в ходе экотипической дезинтеграции диплоидных популяций исходной формы в результате достижения одним из экотипов самостоятельного популяционно-видового уровня в условиях субнивального пояса.

Несколько иное суждение о взаимоотношениях *V. gentianoides* и *V. schistosa* имеет А. Г. Долуханов (1969). В пределах субнивальной флоры Кавказа он выделяет несколько ботанико-географических групп и относит *V. schistosa* к реликтам переднеазиатских корней. Все авторы в своих работах не затрагивают крымские популяции *V. gentianoides*.

Известно (Вульф, 1915), что Крымский п-ов входил в состав материка, соединявшего Западное Закавказье, Малую Азию и находившийся в соединении с ним Балканский п-ов. Как обломок горной страны Крым еще в палеоцене был связан с горными степями Малой Азии рядом параллельных горных хребтов. Связь этих территорий прекратилась в начале четвертичной эпохи в результате образования глубокой котловины Черного моря. Поэтому современная флора Крыма — обедненный и сильно видоизмененный остаток древнесредиземноморской флоры, а высокогорные виды, в том числе и *V. gentianoides*, мигрировали на Кавказ из Малой Азии и Северной Персии. Оледенение не затронуло Крым. Поэтому растительность яйлы — это горно-лугово-степная растительность Кавказа до эпохи оледенений — реликтовые нагорные степи (Малеев, 1940). Именно здесь и произрастает *V. gentianoides* в Крыму.

На основании вышеизложенного нам представляется вполне приемлемой гипотеза Тумаджанова с соавт. (1975) о происхождении диплоидных форм *V. gentianoides* в условиях скалистых нагорий и низкогорий в районе современных Малой Азии, Крыма и Кавказа. По сравнению с видами подсекции *Veronicastrum* исходная форма могла быть более мезофильным растением с удлиненными побегами, похожим, по мнению E. Huber (цит. по: Тумаджанов и др., 1975), на современный вид *V. fruticulosa* L. Этот полукустарничек с приподнимающимися ди-трициклическими монокарпическими побегами распространен в Западной Европе главным образом на известняковых скалах, на высотах от 500 до 2750 м над ур. м. Базальная вегетативная часть побегов этого растения состоит из удлиненной и следующей за ней укороченной части из 6—8 метамеров. Видимо, укороченная часть побега формируется в конце вегетационного периода, и растение зимует в таком виде. Весной, при переходе к цветению, вновь образуется удлиненная, но уже ортотропная часть побега из 9—12 метамеров с неизмененными зелеными листьями, которая заканчивается терминальным соцветием — открытой брактеозной кистью. Супротивное листорасположение меняется на очередное лишь при формировании соцветия. Тумаджанов с соавт. (1975) также считает, что *V. gentianoides* и *V. fruticulosa* имели общего предка. Нам он представляется в виде мезофильного лесного кустарничка с удлиненными побегами и сгруппированными на их верхушке пазушными соцветиями в виде сложного соцветия — двойной фрондозной открытой гомеотетической кисти. Терминальное соцветие в виде брактеозной открытой кисти в секции *Veronicastrum* мы считаем производным от фрондозной двойной открытой гомеотетической кисти по ряду причин. Во-первых, у многих степных и особенно петрофитных видов этой секции формируются не только терминальные, но и латеральные соцветия. Во-вторых, поливариантность строения генеративных побегов *V. gentianoides* и выделение скрыто-генеративной зоны в их строении также свидетельствуют в пользу этой точки зрения. Мы считаем, что терминальное соцветие в секции *Veronicastrum* возникло в результате обеднения парциальных соцветий на самой верхушке побегов исходных форм до одного цветка, изменения листьев до брактей и преобразования в результате этого сложного фрондозного соцветия в простое брактеозное. Этот процесс мог иметь место в ходе освоения лесными растениями открытых местообитаний. Конус нарастания при этом всегда оставался вегетативным, никогда не преобразовывался в цветок, поэтому, по мнению Troll (1964), соцветие по-прежнему оставалось полителическим.

Поливариантность побегов *V. gentianoides* позволяет наметить путь преобразования двойной фрондозной гомеотетической кисти в простую брактеозную кисть. Нам он представляется в следующем виде: двойная фрондозная гомеотетическая открытая кисть на удлиненных побегах с супротивным листорасположением → двойная фрондулозная гетеротетическая кисть на удлиненных побегах с супротивным листорасположением (рис. 2, *1*) → фрондулозно-брактеозная открытая кисть на удлиненных побегах со скрыто-генеративной зоной и супротивным листорасположением, меняющимся на очередное (рис. 2, *2—4*) → брактеозная открытая кисть на удлиненных побегах со скрыто-генеративной зоной и очередным листорасположением (рис. 2, *5*, *6*) → брактеозная открытая кисть на удлиненных побегах с типичной зоной торможения и супротивным или очередным листорасположением (рис. 2, *7*, *8*). Этот ряд демонстрирует также и особенности поведения апикальной меристемы, которая в зависимости от внешних условий, расположения, удаления от корневой системы, физиологического состояния особи формирует не два, а лишь один листовой зачаток в составе метамера, и супротивное листорасположение сменяется очередным уже в зоне торможения. Очевидно, что основные модусы этих преобразований — медиальная и терминальная девиация.

Таким образом, наряду с формированием терминальных соцветий путем терминальной аббревиации (Еленевский, 1978) описанные выше изменения — еще один из возможных путей образования верхушечных соцветий у вероник, особенно у видов, происхождение которых связано с условиями древних степей и высокогорий.

Формирование терминального соцветия происходило, по-видимому, еще у исходных форм секции *Veronicastrum* до формирования типичных монокарпических побегов и розеточной части в их составе как первый этап приспособления лесных растений к жизни на открытых пространствах. В дальнейшем, уже при становлении исходных форм подсекции *Veronicastrum*, в результате базальной девиации сформировались полурозеточные монокарпические побеги. Приземное расположение ассимилирующей поверхности и сокращение транспирирующей поверхности в верхней удлиненной части монокарпического побега явились важной ценотической адаптацией растений к жизни в достаточно аридных условиях нагорной степи. Именно такие растения с полурозеточными побегами и терминальными открытыми соцветиями были распространены в составе растительности нагорных степей Малой Азии, Кавказа и Крыма. При освоении высокогорий Кавказа вышеперечисленные приспособления оказались полезны, так как обеспечивали выживание при повышенной освещенности, влажности, низких температурах, иссушающем действии ветра, т. е. уже не столько при физической, сколько при физиологической сухости. Приспособления, возникшие у исходных форм в степях, можно рассматривать как преадаптации.

Именно поэтому *V. gentianoides* широко распространен на Кавказе: на разных высотах — от 900 до 3600 м над ур. м., и в разных фитоценозах — в смешанных, широколиственных, сосновых лесах, субальпийском березовом редколесье, на альпийских лугах и в составе верхнеальпийских ковров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беридзе Р. К. К изучению мейоза и микроспорогенеза у *Veronica gentianoides* Vahl. s. l. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1516—1520.

Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420—1426.

Вульф Е. В. Крымско-кавказские виды рода *Veronica* и значение их для истории флоры Кавказа // Тр. Тифлис. бот. сада. 1915. Вып. 15. 179 с.

Вульф Е. В. Флора Крыма. Симферополь, 1923. 100 с.

Долуханов А. Т. Флора и растительность субнивальных ландшафтов верховий большой Лиахвы и Кельского нагорья (Центральный Кавказ) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 11. С. 1662—1674.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1975. 35 с.

Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978. 258 с.

Кагарлицкая Т. Н. Онтогенез и эволюция жизненных форм вероник в секции *Pseudo-Lysimachium* Koch.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 16 с.

Малеев В. П. О растительности полян предгорий Северо-Западного Кавказа // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 30—47.

Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекорневых трав в некоторых группах сложноцветных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.

Проханов Я. И. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы) // Проблемы филогении растений. Тр. МОИП. 1965. Т. 13. С. 111—124.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. С. 7—204.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141—149.

Савиных Н. П. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 123—133.

Савиных Н. П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 3. С. 92—105.

Савиных Н. П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 5. С. 89—98.

Савиных Н. П. К вопросу о происхождении ползучих растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 1. С. 64—71.

Савиных Н. П. К вопросу о становлении жизненной формы *Veronica beccabunga* L. // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 336—337.

Савиных Н. П. Сравнительно-морфологический анализ вероник — терофитов Кировской области // Вятская земля в прошлом и настоящем. Киров, 1989. Т. 1. С. 190—191.

Савиных Н. П. О путях становления однолетних монокарпиков в роде *Veronica* L. // Филогения и систематика растений. М., 1991. С. 96—97.

Савиных Н. П. Побегообразование и жизненный цикл вероники тимьянолистной // Вятская земля в прошлом и настоящем. Киров, 1992. Т. 2. С. 61—62.

Савиных Н. П. Жизненные формы вегетативных однолетников на примере секции *Beccabunga* (Hill) Grieseb. рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 34—39.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. О методах изучения сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. зап. МГПИ. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 3—20.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. МГПИ. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3—37.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 358 с.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т. И., Кагарлицкая Т. Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudo-Lysimachium* Koch. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 81—98.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 14—44.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К. О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boriss. рода *Veronica* L. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 11. С. 1647—1661.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К., Погосян А. И. Опыт анализа популяций *Veronica gentianoides* Vahl. s. l. по профилю гор Малого Кавказа // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1495—1515.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К., Погосян А. И. Дифференциация популяций и эволюция полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl. на Большом Кавказе // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1073—1090.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К., Погосян А. И. Популяционная структура, филогенетические отношения и происхождение полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl. (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 11. С. 1548—1558.

Федоров Ан. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии растений. Соцветия. Л., 1979. 291 с.

Цвелёв Н. Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 6. С. 82—92.

Hamann U. Morphologische und histogenesische studien an *Veronica*-Arten // Ber. deutsch. Bot. Ges. 1960. Bd 73. H. 9. S. 395—409.

Rompp H. Verwandschaftsverhaltnisse in der Gattung *Veronica* // Feddes Repert. 1928. Bd 50. S. 1—171.

Sell J. Grappes terminales et grappes laterales. Gradient de puissance vegetative et gradient de floraison dans les grappes laterales // Bull. Soc. Bot. France. 1964a. Vol. 111. P. 68—78.

Sell J. Grappes terminales et grappes laterales. (Troisieme note). Cas de *Veronica gouani* Mar. et de *V. latifolia* L. // Там же. 1964b. P. 79—92.

Stauffer H. U. Gestaltwandel bei Blutenstanden von Dicotyledonen // Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeogr. 1965. Bd 82. H. 2. S. 216—251.

Troll W. Praktische Einfuhrung in die Pflanzenmorfologie. Jena, 1957. 420 S.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. 615 S.

Yamazaky T. Taxonomical and phylogenetic studies of *Scrophulariaceae—Veronicae* with special reference to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1957. T. 57. N 1-3. P. 91—162.

Вятский государственный
педагогический университет
Киров

Получено 3 XI 1997

SUMMARY

Semirosette monocarpic shoots of *Veronica gentianoides* which develop according to the sympodial semirosette model of shoot formation contain lower and middle ingibition zones, as well as the resumption zone, cryptogenerative zone and inflorescence. There is some polyvariance in the organization of the shoots and in ontomorphogenesis of this plant. Possible way of fransformation of the dwarf shrub with elongated shoots and double frondoze homeothaetic inflorescence into a perennial herb with polycyclic semirosette shoots and terminal inflorescence is suggested. Basic modi of these transformations include terminal, medial and basal deviations within the small life cycle and the geophily.

УДК 581.524.3 : 551.793.9/.794

© Г. А. Елина, А. Д. Лукашов, Л. В. Филимонова, О. Л. Кузнецов

СУКЦЕССИИ ПАЛЕОРАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЯ—ГОЛОЦЕНА НА ЗАОНЕЖСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ И ЗАВИСИМОСТИ ИХ ОТ УРОВНЕЙ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

G. A. ELINA, A. D. LUKASHOV, L. V. FILIMONOVA, O. L. KUZNETSOV. SUCCESSIONS OF THE LATE-GLACIAL PALAEOVEGETATION ON ZAONEZHSKY PENINSULA AND THEIR DEPENDENCE ON ONEGA LAKE LEVELS

При совмещенном анализе ботанических, геологических и палеогеографических оригинальных материалов по Заонежскому п-ову Онежского озера получены уникальные результаты по динамике природной среды за 11 200-летний интервал истории. Они основаны также на данных по SR-спектрам, изменению уровенного режима Онежского озера, динамике климата, палинологии и радиоуглеродном датировании осадков 2 разрезов из разновозрастных террас. Спорово-пыльцевые диаграммы четко отражают зональные черты в динамике растительности, но имеют и ярко выраженную локальную специфику, предопределенную потенциальным богатством почв и влиянием трансгрессивно-регрессивной деятельности Онежского озера. Значительный интерес представляет антропогенное влияние на состав спорово-пыльцевых спектров в последние 1000 лет, проявляющееся не в присутствии пыльцы культурных злаков, а в увеличении количества пыльцы березы пушистой и ольхи серой, а также в большом обилии и разнообразии пыльцы.

Ключевые слова: палеорастительность, Заонежский п-ов, голоцен.

Котловина Онежского озера и Заонежский п-ов являются уникальной природной территорией, так как здесь на ограниченной площади всего в 12 000 км^2 встречаются почти все типы рельефа и рыхлых покровных отложений, развитых на обширных пространствах северо-запада России. Формирование рельефа и покровных отложений происходило в течение длительного интервала геологической истории в мезозое и кайнозое. Последний этап развития Онежского озера и Заонежского п-ова связан с проявлением новейших тектонических движений в палеоген-неогене, деятельностью материковых ледниковых покровов и палеоводоема в плейстоцене и голоцене (Бискэ и др., 1971; Лукашов, 1976). Особое значение для понимания условий становления природной среды имеет эволюция Онежского озера в голоцене. В это время в результате колебаний уровня, проявившихся на фоне общего его снижения до современного, на островах и побережье озера сформировалась система разновысоких абразионных и аккумулятивных террас. Наличие в целом ряде участков побережья хорошо датируемых комплексов разновозрастных археологических памятников, расположенных на террасах, различающихся по высотному положению, позволяет соотносить высоту древних береговых уровней с их возрастом и поэтапно проследить эволюцию природной среды (Девятова, 1986; Журавлев, 1994).

Природа и динамика ландшафтов Заонежского п-ова репрезентативно представлена в Кижском заказнике. В последние годы здесь активно работают геологи, ботаники, палеогеографы, археологи (Панкрушев, 1984; Девятова, 1986; Заонежье, 1993; Комплексные..., 1994). В современном растительном покрове Заонежья отражаются его прошлое развитие и многовековое агрикультурное освоение его человеком (Археология..., 1996). В настоящее время здесь представлена мозаика вторичных сообществ: лугов, березняков, сероольшанников; по берегам озера встречаются куртины вяза (*Ulmus laevis*),[1] а на отдельных островах — даже липняки ландышевые

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

(Геоботаническое..., 1989; Кузнецов, 1993; Юрковская, 1993). Бóльшая часть современных комплексов, которые являются производными от среднетаежных ельников зеленомошных, характеризуется значительным участием неморальных элементов (*Aegopodium podagraria, Actaea spicata, Convallaria majalis, Anemonoides nemorosa*). Болот на этой территории немного (10—15 % площади), преобладают травяно-моховые и травяные евтрофно-мезотрофные типы.

Целью настоящей статьи является изучение изменений палеорастительности и палеоландшафтов на фоне уточненного хода трансгрессий и регрессий Онежского озера за последние 11 200 лет. Мы сделали попытку объединить взгляды и новые фактические данные ботаников, геологов и палеогеографов на специфику смен палеоландшафтов и роль в этом процессе Онежского озера.

Материал и методика

На модельной территории площадью около 10 000 га (рис. 1), расположенной на восточном берегу Заонежского п-ова, напротив о-ва Кижи, выполнены наземные ботанические и стратиграфические исследования (О. Л. Кузнецов), изучена геомор-

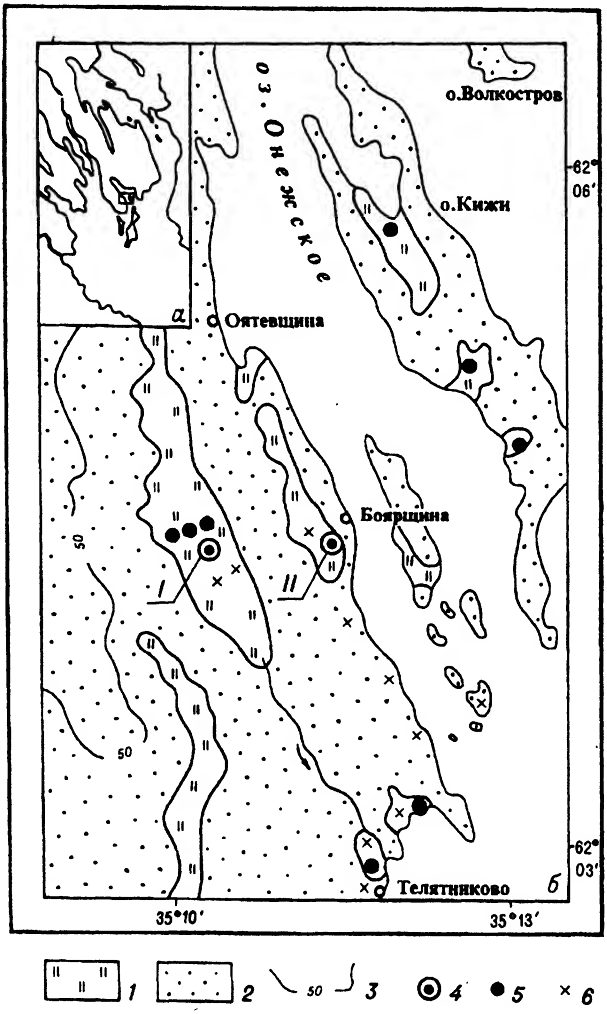


Рис. 1. Район исследования.

а — Онежское озеро и местоположение модельной территории на западном берегу Заонежского п-ова; *б* — модельная территория. *1* — болота; *2* — леса и луга; *3* — изогипса 50 м над ур. м.; *4* — буровые скважины, обеспеченные анализами: ботанического состава торфа, спорово-пыльцевым, радиоуглеродным (*I* — Замошье, *II* — Боярщина); *5* — торфяные скважины; *6* — точки отбора субрецентных спорово-пыльцевых спектров.

ТАБЛИЦА 1

Состав сообществ современных местообитаний, с которых взяты SR-спектры

Номер спектра	Доминанты	Содоминанты
1	*Carex lasiocarpa, Phragmites australis*	*Oxycoccus palustris, Carex limosa, C. chordorrhiza, Eriophorum polystachion, Comarum palustre, Equisetum fluviatile, Sphagnum centrale, S. warnstorfii, S. contortum*
2	*Carex cespitosa, C. diandra, Comarum palustre, Equisetum fluviatile*	*Salix pentandra, Carex lasiocarpa, C. rostrata, C. buxbaumii, Iris pseudacorus, Lathyrus palustre, Naumburgia thyrsiflora*
3	*Equisetum fluviatile, Calamagrostis neglecta, Thyselium palustre*	*Agrostis canina, Carex rostrata, Eriophorum polystachion, Menyanthes trifoliata, Naumburgia thyrsiflora, Lycopus europaeus*
4	*Betula pubescens*, виды *Carex* и *Sphagnum*	*Trientalis europaea, Menyanthes trifoliata, Comarum palustre, Potentilla erecta, Ericaceae*
5	*Salix pentandra, Alnus glutinosa, Betula pubescens*	*Sphagnum obtusum, Calliergon cordifolium*
6	*Filipendula ulmaria, Rubus idaeus*	*Juniperus communis*
7	*Alnus glutinosa, Carex vesicaria, C. acuta*	*Equisetum fluviatile, Filipendula ulmaria, Comarum palustre, Thyselium palustre*
8	*Alnus incana, Athyrium filix-femina, Oxalis acetosella*	*Padus avium, Sorbus aucuparia, Rubus idaeus, Filipendula ulmaria, Dryopteris carthusiana*
9	*Alnus incana, Dryopteris carthusiana*	*Padus avium, Frangula alnus, Rubus chamaemorus, Oxycoccus palustris*
10	*Betula pubescens, Filipendula ulmaria*	*Rubus saxatilis, Carex cespitosa, Rosa acicularis, Angelica sylvestris, Geranium sylvaticum, Convallaria majalis*
11	*Ulmus laevis*	*Alnus incana, A. glutinosa, Padus avium, Sorbus aucuparia, Salix caprea, S. phylicifolia*
12	*Tilia cordata, Convallaria majalis*	*Lonicera xylosteum, Aegopodium podagraria, Angelica sylvestris*
13	*Achillea millefolium, Trifolium pratense, Lathyrus pratensis, Poaceae*	*Taraxacum officinale, Geranium sylvaticum, Dianthus deltoides, Anthriscus sylvestris, Centaurea jacea*

фология и сделана тахеометрическая съемка древних береговых уровней (А. Д. Лукашов); получены 2 спорово-пыльцевые диаграммы и серия субрецентных спектров (аналитики Э. И. Девятова и Л. В. Филимонова); пробурено 20 торфяных скважин, в которых определен ботанический состав торфа (аналитики Н. В. Стойкина и Т. И. Бразовская). Все эти материалы послужили основой настоящей статьи. Ботаническая и палеогеографическая часть написаны Г. А. Елиной, геологическая — А. Д. Лукашовым; карто-схемы палеорастительности составлены ими совместно.

Результаты исследований

Субрецентные спектры

Как известно, для объективной реконструкции палеорастительности необходимы данные по субрецентным (SR) спектрам непосредственно с изучаемой территории. Это тем более важно, если современная растительность претерпела значительные антропогенные изменения. Поэтому нами было проведено подробное исследование зависимости спорово-пыльцевых и SR-спектров от характера вторичной растительности с разделени-

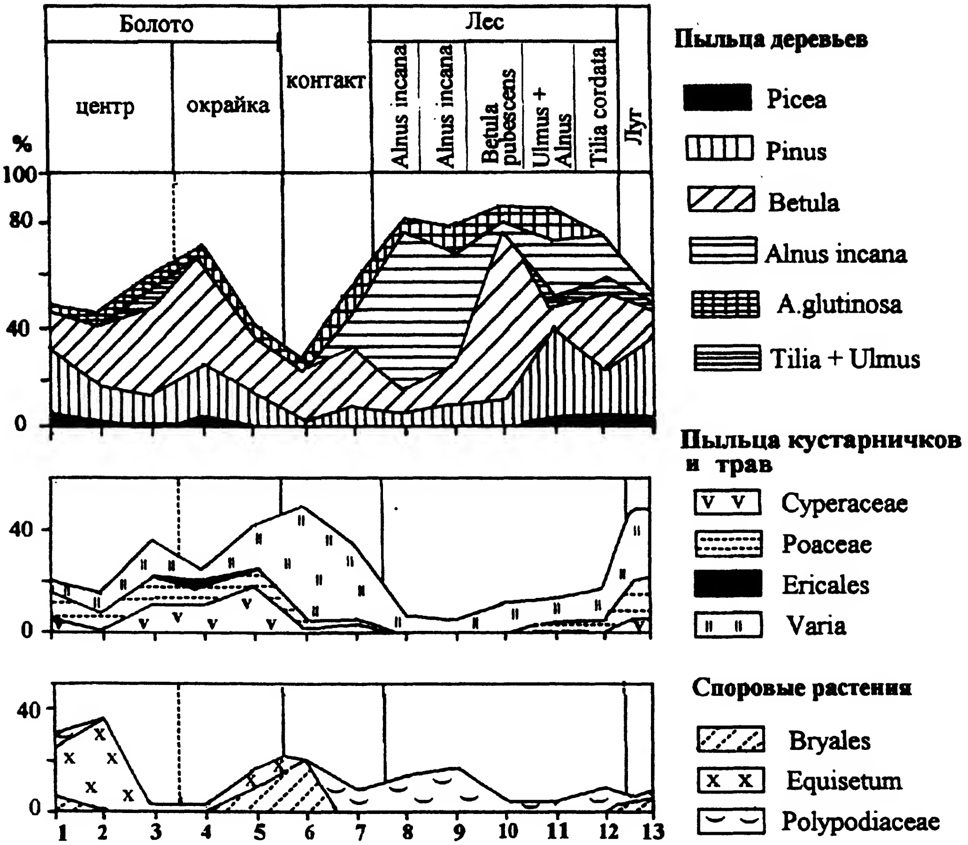


Рис. 2. Состав субрецентных спорово-пыльцевых спектров.

По оси абсцисс — номера субрецентных спектров (те же, что и в табл. 1), на оси ординат — количество таксонов, %.

ем в них зональных и региональных признаков. Полученный материал интересен как для палеогеографических построений, так и в методическом плане.

SR-спектры были взяты с основных типов суходольных местообитаний (глубина отбора 0—2 см), характеризующих всю серию современной растительности лесов и лугов. На болотах они приурочены как к местам расположения палинологических разрезов, так и к окрайкам. Изучены 13 SR-спектров и соответствующие им растительные сообщества; в последних выделены доминирующие и содоминирующие виды растений (табл. 1).

Анализ данных по SR-спектрам показал, что везде, кроме контактных полос (лес—болото), они имеют лесной характер (табл. 2; рис. 2). На болотах и на лугах сумма пыльцы древесных пород составляет в среднем 51 %, в условно лесных сообществах — 81 %; сумма пыльцы трав на болотах — 32 %, на лугах — 47, в лесах — 10 %. Не всегда древесные растения представлены видами, типичными для регионального подтипа диаграмм (Елина, 1981): на болотах преобладает пыльца деревьев, причем всегда больше *Pinus* и *Betula*, а в лесных — *Alnus incana* и *Betula pubescens*. Интересно, что в куртинах с *Ulmus* и в липняках суммарное количество их пыльцы достигает 9 %, что существенно выше, чем в зональных спектрах этой географической широты, где, как правило, отмечены только единичные зерна пыльцы *Corylus avellana* и очень редко — *Ulmus*.

Были сопоставлены составы разнотравья в современных сообществах и в SR-спектрах. В последних из 33 таксонов трав наиболее высокий коэффициент постоянства

ТАБЛИЦА 2

Субрецентные спорово-пыльцевые спектры основных типов местообитаний

Таксоны	Количество пыльцы, %												
	Болото					Контакт болота и леса		Лес					Луг
	центр			окрайка				Alnus incana		Betula pubescens	Ulmus + Alnus	Tilia	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Древесные	49	47	60	71	42	29	58	81	78	87	86	76	50
Травы	20	16	37	25	42	49	34	6	5	11	12	16	47
Споры	31	37	3	4	16	22	8	13	17	2	2	8	3
Всего	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Древесные													
Picea	3	2	2	3	2	+	1	+	1	1	2	4	3
Pinus	28	16	12	24	14	4	9	5	8	11	37	20	32
Betula	16	25	33	41	20	19	24	10	15	69	10	24	12
Populus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	2	—
Alnus incana	+	+	8	1	1.5	+	10	62	41	5	20	16	+
A. glutinosa	2	3	4	2	1.5	3	14	2	9	+	10	1	2
Salix	—	1	+	+	3	3	+	1	1	1	3	+	1
Corylus avellana	—	—	+	—	+	+	—	+	+	+	—	—	—
Ulmus laevis	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	2	2	+
Tilia cordata	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—
Sorbus aucuparia	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Frangula alnus	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	—
Всего	49	47	60	71	42	29	58	81	78	87	86	76	50
Травы													
Cyperacee	4	1	12	11	19	2	3	1	+	+	1	—	4
Poaceae	14	7	12	6	6	3	2	2	1	2	4	4	17
Ericales	—	—	—	4	—	—	+	—	—	—	—	+	—
Varia	2	8	13	4	17	44	29	3	4	9	7	12	26
Всего	20	16	37	25	42	49	34	6	5	11	12	16	47
Споры													
Bryales	5	2	1	1	8	22	+	1	1	1	1	1	3
Sphagnum	2	+	1	—	+	+	—	—	+	1	+	1	+
Polypodiaceae	1	+	1	1	+	+	8	12	16	+	1	6	+
Lycopodiaceae	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	+
Equisetum	23	35	—	2	—	+	+	—	+	—	—	+	—
Всего	31	37	3	4	16	22	8	13	17	2	2	8	3

Примечание. Здесь и в табл. 3: 1—13 — номера субрецентных спектров (см. табл. 1).

ТАБЛИЦА 3

Состав и коэффициент постоянства (КП) разнотравья
(Varia из группы трав, см. табл. 2)

Таксоны	Число пыльцевых зерен, шт.													КП
	Болото					Контакт болота и леса		Лес					Луг	
	центр			окрайка				Alnus incana		Betula pubescens	Ulmus + Alnus	Tilia		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Apiaceae	—	31	9	6	34	33	20	—	7	10	18	4	30	85
Artemisia	—	—	1	2	—	—	2	—	1	1	3	6	1	62
Asteraceae	1	2	9	2	4	—	1	—	—	—	—	—	7	54
Cichoriaceae	—	—	8	—	—	—	—	—	2	—	—	—	6	23
Brassicaceae	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	15
Campanulaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8
Caryophyllaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	16	15
Chenopodiaceae	2	3	—	—	—	—	2	—	—	—	—	4	2	38
Drosera	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
Fabaceae	—	—	—	—	2	—	3	—	1	—	2	2	6	46
Knautia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	8
Lamiaceae	—	—	6	—	—	—	—	—	2	—	2	4	6	38
Liliaceae	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	12	—	23
Onagraceae	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
Oxalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	8
Menyanthes	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	8
Parnassia	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	8
Plantaginaceae	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	15
Polemoniaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	8
Polygonaceae	1	4	3	2	—	6	13	—	—	1	—	2	2	69
Polygonum bistorta	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	23
Rumex	—	—	—	1	—	—	6	—	—	1	12	—	—	31
Primulaceae	3	1	1	2	16	5	—	—	—	—	—	—	7	54
Ranunculaceae	—	—	8	3	14	16	3	—	1	2	—	6	45	69
Rosaceae	4	16	50	2	72	63	190	19	6	3	—	30	—	85
Filipendula	2	3	—	3	25	186	—	—	—	32	—	—	3	54
Geum	—	5	—	—	9	15	—	—	—	—	—	—	—	23
Galium	—	—	2	3	—	—	1	—	—	—	4	—	22	38
Scrophulariaceae	—	—	8	—	4	—	—	—	4	—	—	2	—	31
Silene	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	8
Urtica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	8
Typha latifolia	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	8
Myriophyllum spicatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	15
Неопределенные	—	—	2	—	—	—	1	2	—	2	1	—	—	38

имеют 13 растений (табл. 3). Существенная роль принадлежит пыльце растений из сем. *Apiaceae* — до 16—20 (в современном покрове это *Aegopodium podagraria, Angelica sylvestris, Anthriscus sylvestris, Thyselium palustre*), *Rosasceae* (пыльца *Filipendula ulmaria* — до 51 %, *Geum rivale* — до 4, *Rosa, Rubus* — 1 %), *Ranunculaceae* — до 11 %, *Scrophulariaceae* — до 10, *Lamiaceae* — до 5 %. Меньше *Asteraceae,*

Polygonaceae (*Rumex, Bistorta major*), *Primulaceae* (*Trientalis, Naumburgia, Lysimachia*). Спектры спор (папоротники, хвощи, мхи) слабо представлены, но все же хорошо отражают локальные условия (см. табл. 2): *Equisetum* преобладает на болотах, *Bryales* — на контактных полосах, *Polypodiaceae* — везде, но больше всего в зарослях ольхи серой.

Итак, самым существенным выводом, полученным при анализе материала по SR-спектрам из антропогенных типов растительности, является сохранение их лесного характера и значительная роль локальных элементов. Среди них выделяется ряд флористических комплексов, которые могут быть использованы при реконструкциях в качестве индикаторов.

Спорово-пыльцевые диаграммы

Динамика палеорастительности установлена по 2 спорово-пыльцевым диаграммам (СПД), полученным из отложений разновозрастных террас Онежского озера. Болото Замошье (рис. 3) расположено на террасе, абсолютная высота которой около 40 м; болото Боярщина (рис. 4) — на террасе высотой около 38 м. Поверхности болот имеют отметки 39 и 37 м соответственно, т. е. они возвышаются над зеркалом воды Онежского озера на 6 и 4 м. Болота занимают неглубокие депрессии, заполненные на 1.5—3.0 м торфом, подстилаемым озерными глинами с мощностью более 4 м. Под глинами находится скорее всего морена, сформированная во время Валдайской ледниковой эпохи. Болота отделены от озера невысокими грядами, возвышающимися на 2—4 м. Все небольшие мелководные заливы озера зарастают водно-болотной растительностью и постепенно превращаются в болота.

Диаграммы достаточно четко коррелируют между собой, но имеют и различия, определенные особенностями формирования растительности на разных террасах под влиянием трансгрессий—регрессий Онежского озера. На верхней террасе болото сформировалось около 7000 лет назад (л. н.), на нижней — только 1630 л. н.

Для выявления силы этих факторов и была предпринята работа по изучению СПД из столь близко расположенных разрезов. Разная представленность одновозрастных отложений, как будет видно ниже, свидетельствует о существенной роли Онежского озера в процессе формирования осадков.

На разрезе Замошье (глубина его отложений 7.1 м) определены радиоуглеродные даты в 4 образцах торфа: 0.75—1.0 м — 2080 + 50 (ЛУ-4319) л. н.; 1.8—2.0 м — 4010 + 70 (ЛУ-3421); 2.35—2.50 м — 5210 + 100 (ЛУ-3420); 2.75—3.00 м — 6580 + 80 (ЛУ-3422) л. н. Возраст базальных слоев глин DR-3a, т. е. примерно 11 200 л. н. Осадки накапливались непрерывно. Прирост торфа составлял 0.46 мм/год, но отклонения от среднего значения были существенные: 0.44—0.6 мм/год в торфе, 0.4—3.0 мм/год в минеральных осадках. Наибольший прирост в торфе относится ко времени 2000—2900 л. н., в глинах — к позднеледниковью. Оказалось, что быстрее всего осадки накапливались во время трансгрессий, медленнее — во время регрессий.

В разрезе Боярщина определена одна дата по радиоуглероду — в базальном слое торфа: 1.2—1.4 м — 1630 + 80 (ЛУ-1939) л. н. Разрез отбурен до глубины 6.0 м и датируется DR-3b; глубже также находятся ленточные глины, но они не были отбурены. Можно предположить, что возраст их базальных слоев соответствует таковому в разрезе Замошье.

Не останавливаясь на подробной характеристике спорово-пыльцевых спектров обеих диаграмм, отметим лишь разную представленность растительных зон и специфические черты их флористических комплексов. Обсуждение характера палеорастительности будет приведено далее. В разрезе Замошье (рис. 3) видно непрерывное накопление осадков в течение всего времени, но с некоторым замедлением в ВО-периоде. В разрезе Боярщина (рис. 4) полностью отсутствуют отложения суббореального и начала субатлантического времени, зато бореальное очень представительно и четко делится на 3 зоны.

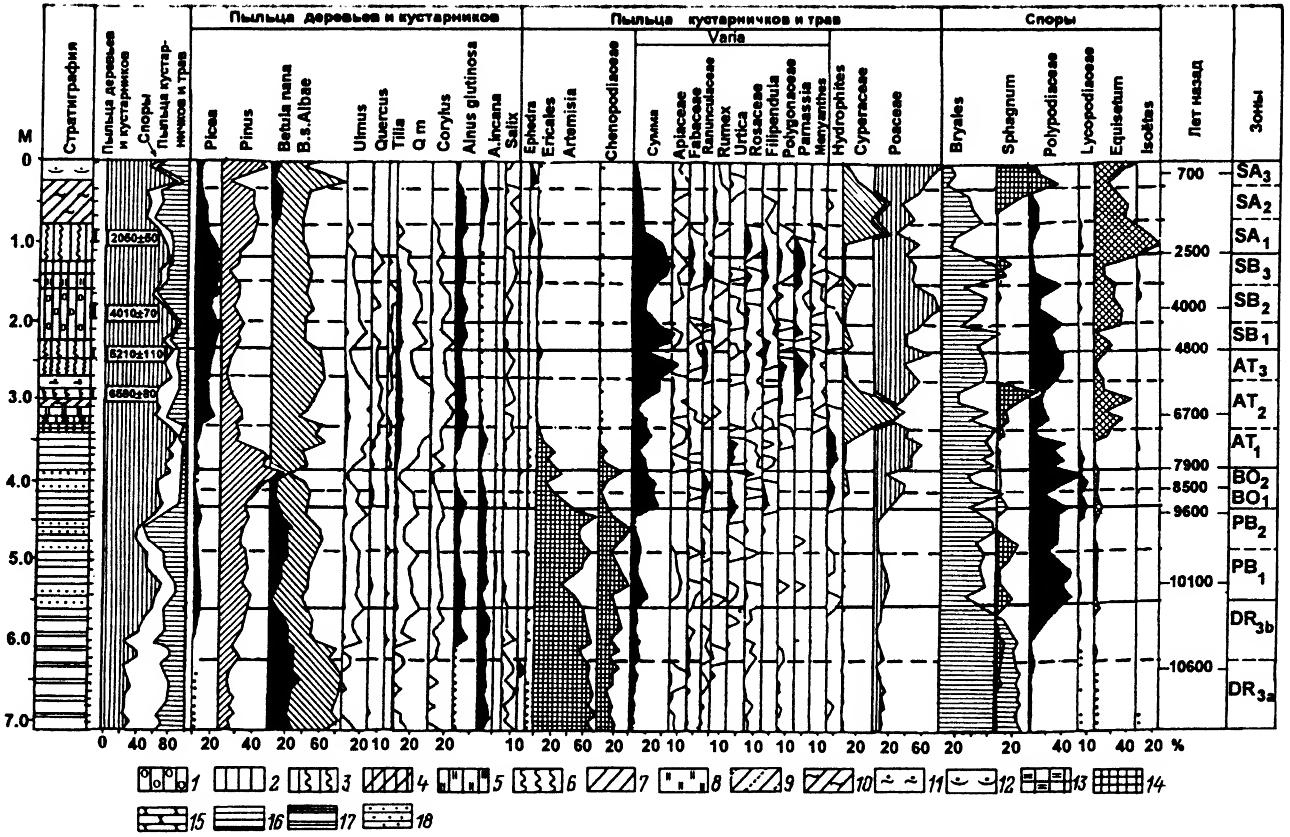


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Замошье.

Справа — периоды и подпериоды (SA — субатлантический, SB — суббореальный, AT — атлантический, BO — бореальный, PB — пребореальный, DR-3 — поздний дриас) и возраст их границ. Слева — стратиграфическая колонка (*1—11* — торф низинный: *1* — березовый, *2* — древесный, *3* — древесно-тростниковый, *4* — древесно-осоковый, *5* — древесно-травяной, *6* — тростниковый, *7* — осоковый, *8* — травяной, *9* — осоково-гипновый, *10* — осоково-сфагновый, *11* — сфагновый (*Sphagnum teres*); *12* — сфагновый переходный (*S. centrale*); *13* — сапропелевидный торф; *14* — сапропель; *15—18* — глины: *15* — с растительными остатками, *16* — массивная, *17* — ленточная, *18* — с линзами мелкого песка. Присутствие таксонов в количестве менее 1 % показано точками).

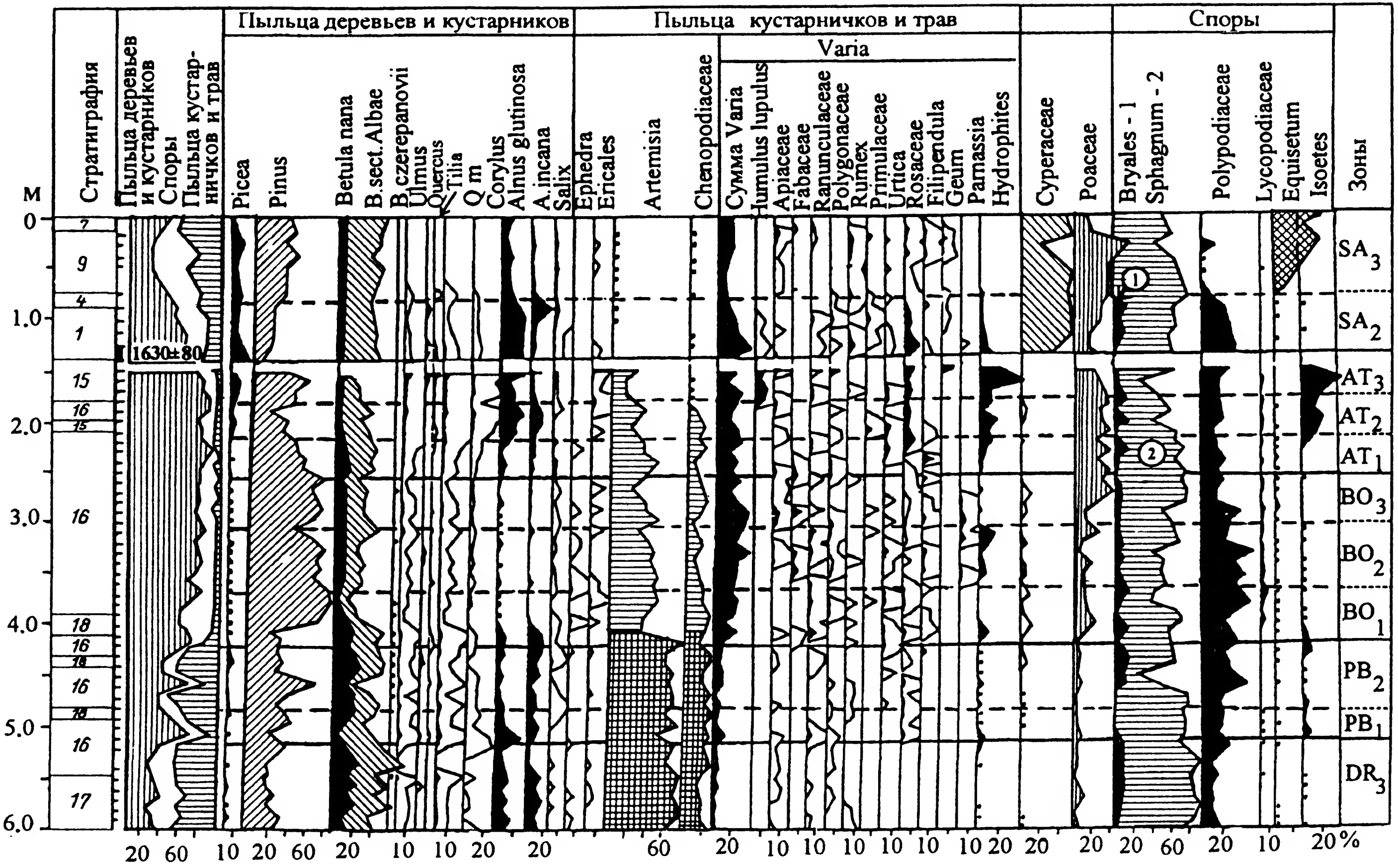


Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Боярщина.

Пыльца *Artemisia* и *Chenopodiaceae* показана двумя видами штриховки: при достаточно большом их количестве в общем составе — плотная клетка (Dr-3 и PB), при малом, полученном благодаря дополнительным досчетам группы трав и кустарничков, — горизонтальные линии (BO и AT). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3. В стратиграфической колонке приведены номера контуров (см. рис. 3).

При сравнении кривых пыльцы деревьев в двух СПД видим, что они имеют определенные локальные различия. Преобладание пыльцы *Pinus* и минимум *Picea* в СПД разреза Боярщина было определено, скорее всего, распространением здесь перемытой морены; а более существенная роль *Picea* и *Betula* на второй террасе (СПД разреза Замошье) была связана, вероятно, с наличием суглинистой морены и озерных глин в мелких депрессиях, подстилаемых потенциально богатыми шунгитами и доломитами (Горлов, 1993). Чем же объяснить пик пыльцы *Pinus* в конце бореального и в начале атлантического периодов в СПД болота Замошье? Несомненно, это было результатом регрессии озера, оставившей в подножии невысоких гряд перемытые песчано-гравийные отложения, где и поселилась сосна.

Специфические флористические комплексы трав, отмеченные в отдельных растительных зонах, привносят дополнительную информацию в реконструирование растительности. Так, в бореальном периоде существенная роль пыльцы *Urtica* и *Filipendula* говорит о наличии их в наземном ярусе березово-ольховых лесов на влажных и богатых почвах; виды *Ranunculaceae* и *Fabaceae* — о встречаемости открытых, незалесенных участков. В конце атлантического периода по увеличению количества пыльцы *Parnassia palustris* и неопределенных видов из сем. *Polygonaceae* можно судить о присутствии богатых лугоподобных сообществ по берегам мелеющих и зарастающих заливов. В это же время отмечены пики пыльцы *Typha latifolia, T. angustifolia* и спор *Isoëtes*. Количество первой достигало 40, вторых — 20—30 % (рис. 4), что представляется явлением достаточно редким и сугубо локальным. Остатки *Typha* найдены и в придонном слое торфа. Тогда же отмечено довольно много пыльцы *Humulus lupulus* — растения, присущего влажным мелколиственным лесам и кустарниковым зарослям с богатыми почвами. В позднем суббореальном времени присутствие пыльцы *Filipendula, Parnassia*, видов *Polygonaceae* и *Rosaceae* (рис. 3) свидетельствует о распространении травяных евтрофных болот, а сочетание видов *Fabaceae* и *Ranunculaceae*, возможно, даже суходольных лугов.

Следует отметить еще два момента в характере СПД. Масса пыльцы *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, что типично для большинства известных разрезов Карелии в дриасе, здесь отмечена и в пребореале. Последнее характерно для территорий, где от талых ледниковых вод непрерывно освобождаются обширные пространства с глинистыми и суглинистыми субстратами. Такое явление присуще и Прибеломорской низменности, подверженной трансгрессиям и регрессиям моря, правда набор перигляциальных видов там несколько другой (Елина, 1981). В прибрежной полосе Онежского озера в позднеледниковье наиболее часты *Chenopodium album* и *C. polyspermum* — обитатели глинистого и песчаного аллювия; реже встречались *C. glaucum* и *C. rubrum* — виды засоленных местообитаний; еще реже — *Salsola kali* (солончаковый вид) и *Eurotia ceratoides* (вид, типичный для каменистых грунтов). Такой набор растений свидетельствует о разнообразии местообитаний: от влажных до сухих и от кислых до засоленных.

Любопытны приповерхностные спектры, в которых начиная с середины субатлантического времени (1800 л. н.) в общем составе пыльцы заметно уменьшение роли деревьев и увеличение — трав, а в составе древесных пород видно уменьшение количества пыльцы *Picea*. Среди трав встречается довольно много пыльцы сем. *Apiaceae*, а также *Urtica*. И если последние 2 таксона нередки и в более ранних временных срезах, как представители травяного яруса коренных типов леса, то здесь, вероятнее всего, это следствие антропогенного влияния, проявившегося в Заонежье раньше, чем в других регионах Севера, где оно зачастую совершенно незаметно.

Резюмируя сказанное, подчеркнем зональные и локальные особенности, а также специфику двух обсуждаемых СПД из Заонежья.

1. Полная представленность и яркая выраженность спектров всего времени позднеледниковья—голоцена с четким разделением на 6 периодов и 15 палинологических зон. Для них характерно довольно большое количество пыльцы трав особенно в позднеледниковье и во второй половине голоцена. По СПД реконструируются растительные формации: тундровые — в DR-3, лесотундровые — в PB, северо- и

среднетаежные — в ВО, среднетаежные — в AT-1, южно-таежные с элементами подтайги — в АТ-2, южно-таежные — в АТ-3, SB-1 и SB-2, среднетаежные — в SA.

2. Корреляция с Прионежским северным подтипом диаграмм (Елина, 1981), которая в целом прослеживается, но особенно она заметна с диаграммами из близко расположенных точек (Шевелин и др., 1988; Филимонова, 1995). Тенденции хода кривых пыльцы зонально обусловленных видов дают довольно близкую в сравнении с подтипом картину, отличающуюся лишь несколько меньшим количеством пыльцы ели, большей продленностью перигляциальных комплексов, более высокой суммой пыльцы трав и обилием разнотравья.

3. Достаточно явное антропогенное влияние на растительность проявляется уже в SA-2 примерно 1500 л. н.

Динамика зольной растительности и климата

11 200-летняя история развития растительности изученного региона основана на двух СПД, скоррелированных между собой (рис. 3, 4). Для повышения достоверности выделенные этапы сопоставлены с известными по литературе СПД из примыкающих регионов (Елина, 1981; Девятова, 1986; Шевелин и др., 1988; Филимонова, Еловичева, 1988; Филимонова, 1995). Большинство опубликованных СПД имеют по нескольку радиоуглеродных датировок из торфа и сапропеля, а в 4 из них рассчитаны показатели палеоклимата (Елина и др., 1984; Климанов, Елина, 1984; Elina et al., 1995; Елина и др., 1996). Радиоуглеродные даты в озерных осадках позднего дриаса получены также по малым озерам из бассейна Онежского озера (Ekman, Iljin, 1991). Для получения более объективной картины прошлого привлечены и литературные данные (Величко и др., 1994; Климанов, 1994).

Сукцессии растительности представлены в дискретном виде (табл. 4), где каждый временной срез характеризуется одним спорово-пыльцевым спектром, имеющим

ТАБЛИЦА 4

Растительность и климат отдельных временных срезов позднеледниковья и голоцена

Временной срез		Зональная растительность	Растительные сообщества: доминирующие (Д), второстепенные (В), специфические (С), локальные (Л)	Температура, °С			Осадки, мм/год
л. н.	период			июля	января	среднегодовая	
10 600	DR-3	Тундровая	Ерниково-ивовые зеленомошные (Д), перигляциальные (Д), перигляциально-разнотравные (В), березовые редколесья (В)	11	−21	−6	350
10 100	PB-1	Северотаежная-лесотундровая	Березовые с сосной зеленомошные (Д), перигляциально-разнотравные (В), березово-ольховые папоротниковые (В), черноольховые злаково-папоротниковые (С)	14	−17	−3	400
9 600	PB-2	Лесотундровая	Березовые редколесья травяно-зеленомошные (Д), перигляциально-разнотравные (Д), ерниковые тундры с редкой березой пушистой (В), березово-сосновые травяные (С), пионерные полынно-маревые (Л)	12	−19	−5	350
8 500	BO-2	Среднетаежная	Сосновые зеленомошные (Д), сосново-березовые злаково-разнотравные (Д), черноольховые крупнотравные (С)	17	−10	1.5	600

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Временной срез		Зональная растительность	Растительные сообщества: доминирующие (Д), второстепенные (В), специфические (С), локальные (Л)	Температура, °С			Осадки, мм/год
л. н.	период			июля	января	среднегодовая	
7 900	ВО/АТ	Среднетаежная	Сосновые зеленомошные (Д), сосново-березовые травяные (С), водные и прибрежно-водные (Л)	15.5	−9	1	500—600
6 700	АТ-2	Южно-таежная с элементами подтайги	Сосново-еловые травяно-зеленомошные с дубом, вязом и лещиной (Д), сосново-березовые травяно-зеленомошные с вязом и лещиной (Д), березово-черноольховые с елью крупнотравные (С), водные прибрежно-водные (Л)	18	−9	3	600
4 800	SB-1	Среднетаежная с элементами южной тайги	Сосново-еловые зеленомошные (Д), березово-сосновые злаково-папоротниковые (С), тростниковые облесенные болота (Л)	15	−12	0	500
4 000	SB-2	Южно-таежная с элементами подтайги	Сосново-еловые зеленомошные с вязом и лещиной (Д), еловые зеленомошные сложные (Д), черноольхово-еловые папоротниковые с вязом и лещиной (С), разнотравные луга (Л), березово-тростниковые болота (Л)	18	−8	3	600
2 500	SB/SA	Среднетаежная	Еловые зеленомошные (Д), березово-черноольховые травяные (С), березово-тростниковые болота (Л), прибрежные заросли (Л), разнотравные луга (Л)	15	−11.5	0	525
700	SA-3	Среднетаежная	Сосновые с березой зеленомошные (Д), елово-сосновые зеленомошные (Д), березовые с рябиной и черемухой разнотравные (С), березово-черноольховые папоротниковые (С), разнотравные луга (Л), осоково-сфагновые и осоково-гипновые болота (Л), прибрежные заросли (Л)	15.5	−10	0.5	500—600

Примечание. Современные показатели климата следующие. Температура, °С: июля — +16, января — −10, среднегодовая — 1; осадки — 550 мм/год.

конкретную или расчетную датировку. Приведенная в таблице последовательность отражает наиболее выраженные потепления и похолодания со своими показателями палеоклимата (температуры июля, января и среднегодовые, сумма осадков). Климаксовым зональным сообществам постоянно сопутствуют специфичные для данного региона лесные и даже луговые сообщества. Основным фактором, обусловливающим специфичность растительности, являются постоянное обнажение поверхностей после отступления озера и наличие потенциально богатых почв.

Динамика уровенного режима Онежского озера имеет существенное значение в палеогеографическом процессе. Далее она схематично показана для каждого периода на основании литературных (Девятова, 1986) и оригинальных данных о высотном положении и возрасте древних береговых уровней о-ва Кижи и побережья озера в северной части Уницкой губы, а также по литологии осадков и палинологии новых СПД.

В позднеледниковье вся модельная территория была покрыта водой, высота стояния которой максимально поднималась до 63—67 м над ур. м., т. е. на 31—34 м выше современного. Площадь Онежского озера была на 20 % больше, чем в настоящее время (Девятова, 1986). Поэтому над поверхностью воды на месте Заонежского п-ова возвышались лишь отдельные острова. Водоем включал в себя несколько меньших озер на северной части бассейна Онежского озера (Сундозеро, Сандал, Пальеозеро и др.); в нем откладывались ленточные глины.

В пребореале уровень воды в праводоеме направленно снижался и колебался от 58 (при трансгрессиях) до 55 м над ур. м. (при регрессиях). Над поверхностью воды поднялось множество островов. На месте наших СПД откладывались массивные глины; в них встречались ленты мелкого песка, которые достаточно уверенно коррелируют с регрессивными стадиями: первая — на контакте DR-3/PB, вторая — в середине PB, третья — в конце его.

Бореальное время характеризуется значительными изменениями в отношении уровня озера. В целом он опустился до 51—48 м. В глубоководных частях водоема откладывались массивные глины, в прибрежной полосе — супеси. Глубокая регрессия 8600—8300 л. н., доказанная с помощью комплекса геологических и палинологических данных (Девятова, 1986), нашла отражение и в наших СПД: впервые в спектрах трав появляется довольно много пыльцы гидрофитов, характерных для мелководий: *Typha latifolia, T. angustifolia, Sparganium, Myriophyllum spicatum.*

В атлантическое время уровень озера, при направленном его снижении, неоднократно поднимался или опускался и колебался от 44 до 45 м (минимальное значение составляло 41 м над ур. м., по: Девятова, 1986). Наши СПД тоже свидетельствуют об этом, и в частности о среднеатлантической регрессии с экстремумом 6700 л. н. Следствием ее были обмеление водоема и погрубение осадков с одновременным распространением пыльцы трав-гидрофитов и спор полушника (*Isoëtes*), а также обнажение поверхности на месте разреза Замошье. Здесь 6750 л. н. начало формироваться болото. И поскольку оно занимает логовидную депрессию, бывшую раньше заливом Онежского озера, можно уверенно сказать, что его уровень во время регрессии опускался даже до 36 м.

Суббореальное время зафиксировано только в разрезе Замошье, в котором слой торфа этого времени находится на высоте 36 м над ур. м. Данные тахеометрии подтверждают, что уровень озера колебался от 36 до 41 м. Но из СПД болота Боярщина, которое почти примыкает к Онежскому озеру и расположено в проточной мелкой депрессии, соединенной дистальными концами с озером, видно, что уровень озера в период регрессии был не выше 35.5 м. В наших СПД имеются свидетельства только среднесуббореальной трансгрессии, когда зеркало воды поднималось до 38 м.

В субатлантическое время уровень озера приближался к современному и составлял 37—33 м, о чем имеются лишь косвенные свидетельства. Так, на болоте Замошье 3000 л. н. произошла смена лесных сообществ на лесо-топяные. Это могло случиться только при повышении уровня озера примерно до 37 м, следствием чего и было увеличение обводнения болота. Оказалось возможным установить и время более поздней регрессии с уровнем озера до 32 м, т. е. ниже современного. Об этом говорят такие факты: в большинстве болот, расположенных в празаливах Онежского озера, подошва настоящего торфа находится на высоте 32.5 м, а подстилают их торфа, сложенные остатками водных растений. А в некоторых частях котловины Онежского озера были обнаружены затопленные озерные террасы, расположенные ниже современного уровня Онежского озера (Молчанов, 1946).

Расчеты показывают, что смена водных сообществ на болотные произошла 1600—1700 л. н., т. е. была следствием регрессии. Более поздняя трансгрессия привела к обводнению депрессии и формированию болота Боярщина (1630 + 80 л. н.). Трансгрессия отразилась и на приросте торфа болота Замошье, который возрос с 0.4 до 0.5 мм/год.

Обследование древних береговых уровней и их высотного положения показало, что на низких абсолютных отметках, приближающихся к современному уровню Онежского озера, террасы отличаются весьма слабой выраженностью. Это связано с тем, что модельная территория расположена в шхерном районе Онежского озера и по мере снижения уровня озера из воды выступало все большее число островов, которые препятствовали активному воздействию волноприбойной деятельности водоема и образованию террас. Поэтому для позднего голоцена более надежно устанавливать древний уровень озера по строению разрезов торфяной залежи.

Динамика растительности болот

Стадии развития растительности болот установлены по 20 скважинам, пробуренным на 12 болотах: на побережье материка, островах Кижи и Волкостров. Максимальная глубина торфа на высоких террасах — 3.25, на низких — 1.0—1.5 м. Тип смен на болотах определялся прежде всего гидрологическим режимом, который регулировался в конечном счете трансгрессиями и регрессиями озера. На верхних террасах смены имели гидромезофильный характер, на нижних — гидрофильный. Эталоном первого типа является болото Замошье, где в центральной скважине определен ботанический состав торфа и сделан палинологический анализ (рис. 5).

В своем развитии болото прошло 10 стадий, каждая из которых характеризуется своими показателями прироста торфа и индекса влажности палеосообществ. Интерес представляют специфические стадии, характерные для данного региона. Среди них стадия 4 (с преобладанием *Sphagnum teres*) и 9 (со *S. subsecundum*). Особенностью данного региона является и тип контактов между сменами: резкий отвечал быстрому изменению базиса эрозии, определяемого высотой стояния воды в Онежском озере; постепенный тип — его медленному изменению.

Часто сменяющиеся стадии в начале развития болота говорят о нестабильности гидрологического режима на болоте и прямой его связи с изменениями уровня воды в озере от 7250 до 5210 л. н. Некоторая автономность болота установилась после 5210 л. н. в результате отъединения болотной депрессии от озера, после чего влияние его на растительность становится косвенным. Оно заметно даже и после 3000 л. н., определяя уровень грунтовых вод на болоте, индекс влажности палеосообществ, их видовой состав, прирост торфа и степень его разложения. Таким образом, сопоставляя время более или менее влажных сообществ болота с трансгрессиями и регрессиями, получаем достаточно достоверные их зависимости: в первом случае сообщества представлены более гидрофильными вариантами, во вторых — мезогидрофильными.

Крупномасштабное картографирование палеорастительности

При составлении карто-схем палеорастительности (м. 1 : 50 000) учитывались данные гипсометрии и литологии отложений как наиболее стабильные факторы, а также прошлый опыт (Юрковская, Елина, 1991). Для картирования были отобраны временные срезы с достаточно контрастными условиями палеоклимата и растительности (табл. 4). Картирование выполнено на модельной территории (МТ) площадью около 10 000 га (рис. 1). Но поскольку в DR-3 и PB воды праОнежского озера полностью покрывали нашу МТ, то для картирования отобран ряд более поздних временных срезов: 8500, 6700, 4800, 2500 и 700 л. н. (рис. 6). Растительность приведена примерно на уровне формаций — групп ассоциаций.

8500 л. н.: середина бореала (рис. 6, *А*) — время первого наиболее существенного потепления, когда температуры года увеличились в сравнении с раннебореальным похолоданием на 3.5—4.0 °С и были близки к современным. Уровень Онежского озера находился примерно на высоте 47 м над ур. м. и бо́льшая часть МТ (97 % против 35 % в настоящее время) была под водой. Обнажились из-под воды лишь

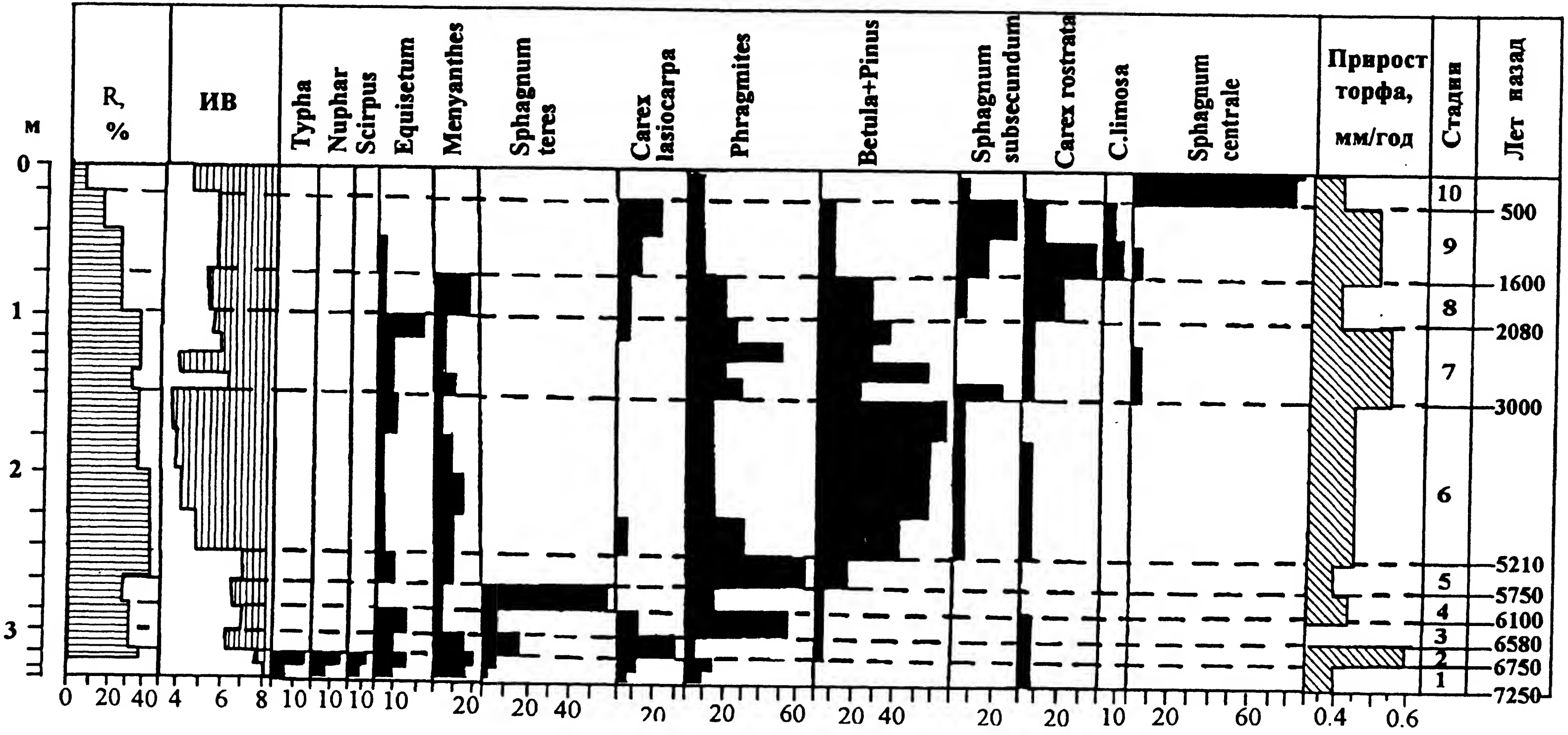


Рис. 5. Диаграмма ботанического состава торфа болота Замошье (см. рис. 3), совмещенная с показателями степени разложения торфа (R, %), его прироста (мм/год) и индекса влажности (ИВ).

Справа обозначены этапы развития палеосообществ болота (*1—10*) с датированными границами, возраст которых рассчитан по радиоуглеродным и палинологическим данным.

гряды в западной части МТ. Здесь, а также за ее пределами доминировали 2 климаксовых сообщества: сосновые зеленомошные и березовые (с сосной) злаково-папоротниковые леса среднетаежного облика. В наземном покрове сосняков преобладали кустарнички, плауны (*Lycopodium dubium, Diphasiastrum trystachium, D. complanatum*) и зеленые мхи; в березняках — папоротники, крупные злаки и обильное разнотравье (в спектрах трав пыльца Varia составляла 25—32 % от 100 % трав). Достаточно широко были распространены березовые и черноольховые крупнотравные леса, занимающие неглубокие депрессии. В древостое изредка встречался *Ulmus*, в богатом травяном ярусе росли василистники (*Thalictrum flavum, T. alpinum*), таволга, крапива, мята (*Mentha*), незабудка (*Myosotis*). Эти лабильные сообщества быстро отзывались на уменьшение проточности появлением и распространением сфагновых мхов.

6700 л. н.: середина атлантического времени (рис. 6, *Б*) — время климатического оптимума. Среднегодовая температура была уже выше современной на 2—3 °С, сумма осадков — на 50 мм/год. Озеро находилось в стадии завершения трансгрессии и перехода в регрессивное состояние. Береговая линия проходила примерно по высоте 45 м, периодически опускаясь и несколько ниже. Поэтому на месте современного о-ва Кижи обнажились наиболее высокие его части. Водоем занимал около 70 % площади МТ. В растительном покрове доминировали 2 типа лесных сообществ южно-таежного облика: сосново-еловые травяно-зеленомошные с дубом, вязом и лещиной (климаксовые) и сосново-березовые травяно-зеленомошные с вязом и лещиной (предклимаксовые). В древостое постоянно присутствовали *Ulmus glabra*, меньше *U. laevis, Quercus robur, Tilia cordata*. В подлеске наряду с лещиной встречались *Viburnum opulus, Rosa, Sorbus aucuparia, Padus avium*. В центре главной субмеридиональной депрессии начало формироваться болото; первыми были хвощево-вахтово-осоковые сообщества. Но основная часть лога была занята специфическим березово-черноольховым крупнотравным сообществом (с *Urtica, Filipendula, Geum*, видами семейств *Apiaceae, Polygonaceae*). В мелководных заливах впервые распространились заросли из *Potamogeton, Nuphar*, а ближе к берегу — из *Typha, Scirpus, Menyanthes, Equisetum*. Но особенно большие площади на мелководьях занимали заросли из полушника.

4800 л. н.: начало суббореала (рис. 6, *В*) — время завершения климатического оптимума и начало направленного похолодания, когда среднегодовая температура была ниже современной примерно на 1 °С, а осадков меньше на 50 мм/год. Онежское озеро тогда находилось в стадии глубокой регрессии (с падением его уровня почти до 36 м). Площадь озера составляла 50 % МТ. Депрессия на нижней террасе превратилась в мелководный залив, где процветали травы-гидрофиты. Похолодание привело к угнетению теплолюбивых деревьев и существенному уменьшению их количества (сумма их пыльцы (вместе с лещиной) уменьшилась с 7.4 до 2.9 %). В целом леса приобрели облик, близкий уже среднетаежным, но с некоторыми элементами флоры южной тайги. Сосново-еловые леса были приурочены к невысоким грядам и плакорам, но в пределах МТ не были столь значимы. Здесь доминировали березовые с сосной злаково-папоротниковые леса с очень богатым травяным ярусом (Varia — 59 % от 100 % трав). Уменьшается роль черноольховых лесов, потесненных в мелких депрессиях болотами. В последних преобладали березово-сосновые крупнотравные сообщества с *Phragmites, Equisetum, Menyanthes, Parnassia, Filipendula, Geum, Bistorta major*.

4000 л. н.: середина суббореала (рис. 6, *Г*). Новое потепление привело к увеличению температуры на 3 °С (в сравнении с предыдущим временным срезом), что было на 2° выше современных показателей. Сумма осадков также стала выше на 50 мм/год. Но озеро находилось в состоянии регрессии, что привело к образованию новых островов и увеличению площади суши (озеро покрывало примерно 45 % МТ). Преобладающими типами в растительном покрове становятся еловые и сосново-еловые зеленомошные южно-таежные леса. Количество широколиственных пород и лещины вновь увеличилось, но не достигало уже такого значения, как в атлантическое

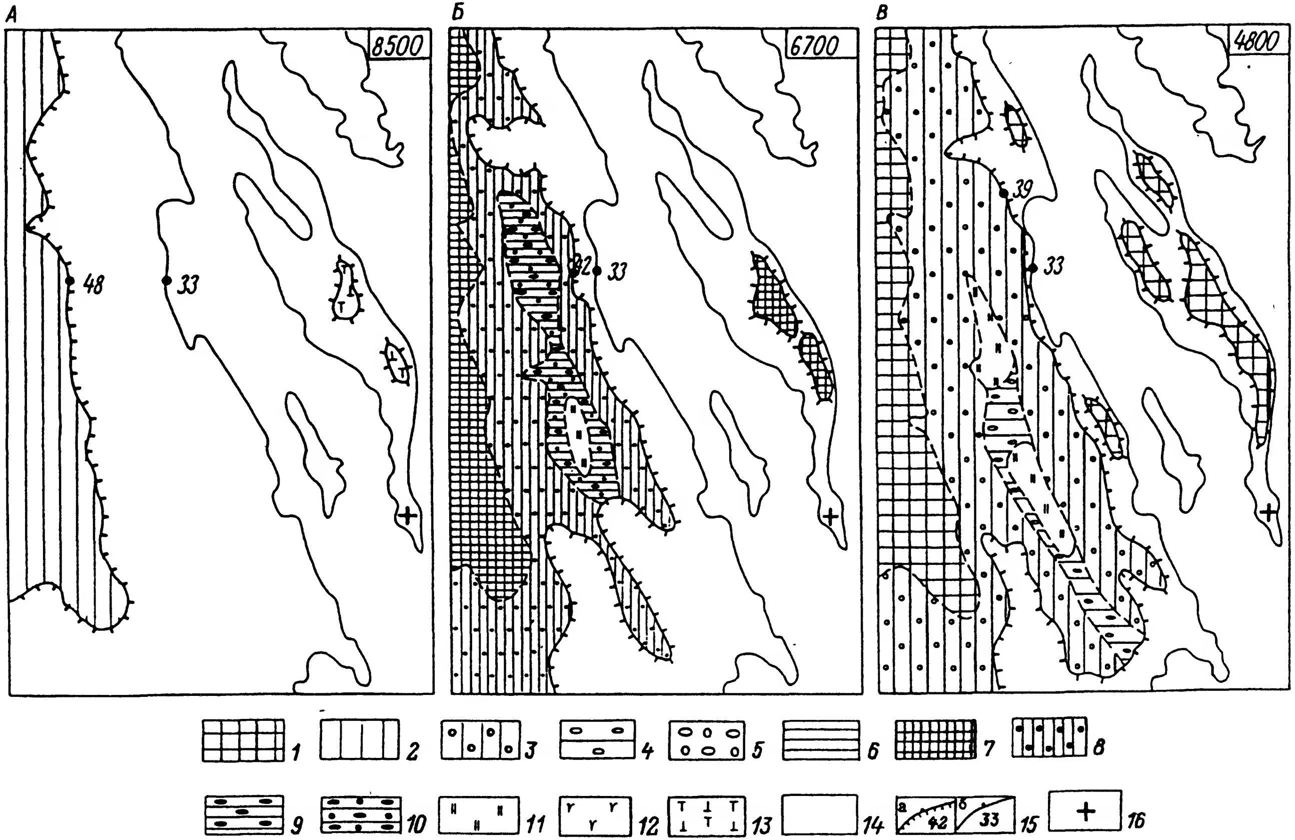


Рис. 6. Карто-схемы растительности по временным срезам.

А — 8500, *Б* — 6700, *В* — 4800, *Г* — 4000, *Д* — 2500, *Е* — 700 лет назад. *1—5* — леса среднетаежные: *1* — елово-сосновые зеленомошные, *2* — сосновые зеленомошные, *3* — березово-сосновые злаково-папоротниковые, *4* — черноольховые с елью крупнотравные, *5* — березово-черноольховые травяные; *6—10* — леса южно-таежные: *6* — еловые зеленомошные, *7* — сосново-еловые зеленомошные, *8* — черноольхово-еловые папоротниковые, *9* — сосново-березовые травяно-зеленомошные, *10* — березово-черноольховые крупнотравные; *11* — болота; *12* — прибрежно-водная растительность; *13* — каменистые мели; *14* — озеро (в границах по временным срезам); *15* — береговые уровни озера и их абсолютные отметки (*а* — древние, *б* — современные); *16* — местоположение историко-архитектурного памятника Кижи.

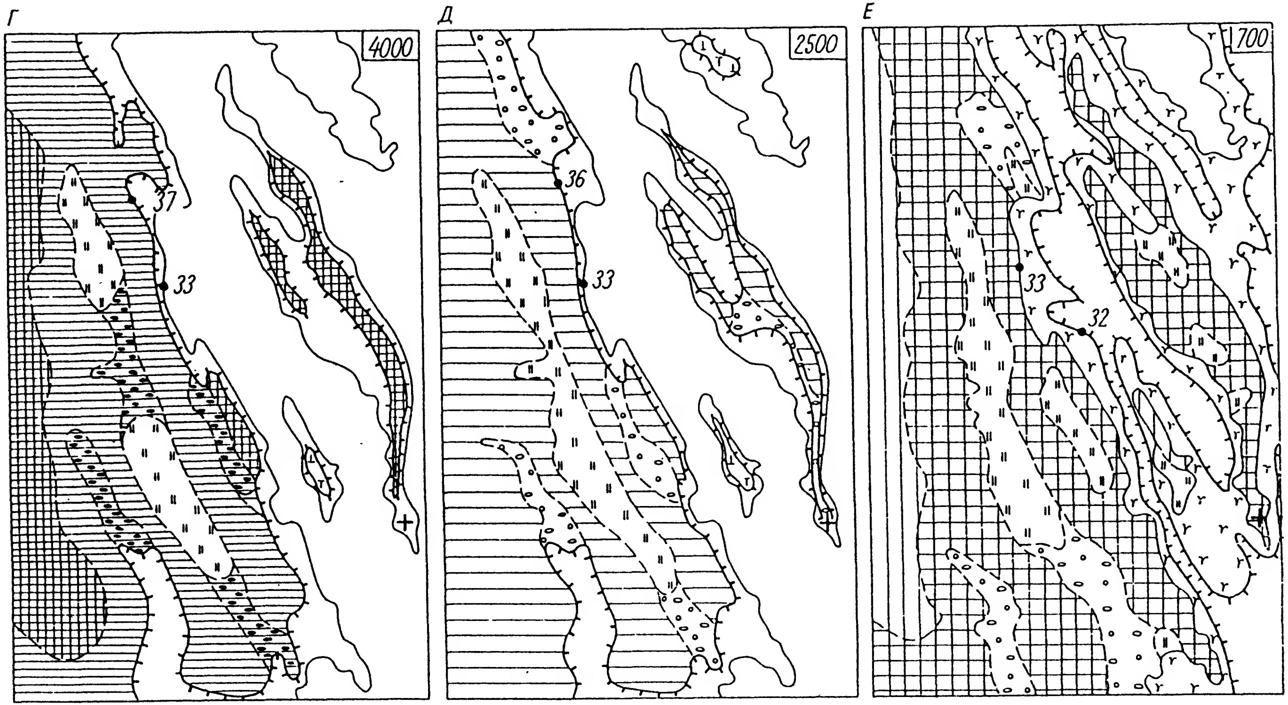


Рис. 6 (*продолжение*).

время. Среди них преобладал *Ulmus glabra*, меньше было *Quercus robur* и *Tilia cordata*. В подлеске обычна была лещина, среди трав — злаки. Увеличилась площадь болот, которые вытесняли черноольшаники. На болоте Замошье по-прежнему господствовали березово-сосново-тростниковые сообщества. Черноольховые леса изменили свой облик за счет включения в древостой ели, которая становится соэдификатором ольхи.

2500 л. н.: контакт SB/SA (рис. 6, *Д*) — время экстремума похолодания и небольшой трансгрессии. Но направленность к снижению уровня воды в озере привела к увеличению площади суши, а очертания о-ва Кижи становятся близкими к современным. Соотношение суши и воды на МТ: 60 и 40 % соответственно. В результате похолодания южно-таежные леса сменились на среднетаежные с почти полным выпадением из древостоя широколиственных пород и лещины. На МТ доминировали ельники зеленомошные. В мелких депрессиях распространяются березово-черноольховые леса. На болоте Замошье, контур которого уже напоминал современный, по-прежнему преобладали древесно-травяные сообщества. Вполне возможно, что впервые появились настоящие луга или лугоподобные сообщества, о чем свидетельствуют количество и состав пыльцы трав (рис. 3).

700 л. н.: последняя треть субатлантического периода (рис. 6, *Е*) — время заметного похолодания (малый ледниковый период) и формирования современных очертаний береговой линии Заонежского п-ова и о-ва Кижи. На МТ суша составляла примерно 62, озеро — 38 %. Еловые леса уступают место сосновым и елово-сосновым, очень похожим на современные. Склоны и подножия гряд занимали березовые (с рябиной и черемухой) крупнотравные леса (вторичные?) и березово-черноольховые папоротниковые. На болотах доминируют травяные и осоково-сфагновые (*Sphagnum subsecundum*) сообщества. Уменьшение роли ели и увеличение ольхи серой, скорее всего, и были следствием воздействия человека. К числу фактов того же порядка можно отнести и обилие в спектрах таких растений, как *Ranunculus acer, Rumex, Geum, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Asteraceae, Polygonaceae*, — представителей луговой флоры.

Заключение

Исследование Заонежского п-ова, уникального по всем природным показателям, проведенное параллельно ботаниками, палинологами и геологами, позволило заново оценить влияние факторов первого и второго порядка (климата и гидрологии) на формирование и динамику растительности. Уникальность региона исследования состоит в постоянном, прямом и косвенном, влиянии Онежского озера на прибрежные ландшафты, а также наиболее давнем в Карелии освоении его человеком. Здесь, в прибрежных полосах озера археологические памятники стали известны уже в мезолите (примерно 8000 л. н.). Все это и побудило выполнить детальные реконструкции климата, растительности, трансгрессивно-регрессивной деятельности Онежского озера и влияния последней на динамику природных процессов в пространстве и времени. Но главная проблема не могла быть решена без установления корреляционной зависимости антропогенной растительности, преобладающей сейчас в Заонежье, с составом субрецентных спорово-пыльцевых спектров. Полученные данные показали, что даже при слабо развитом сельском хозяйстве в последнем 1000-летии и при отсутствии в спектрах пыльцы культурных злаков в них отражается антропогенное влияние посредством уменьшения пыльцы хвойных пород — эдификаторов зональной растительности и замены ее пыльцой березы пушистой и ольхи серой, а также обилия разнотравья, типичного для лугоподобных формаций.

Как оказалось, СПД имеют здесь свои специфические черты: это продленность перигляциальных комплексов на пребореал, постоянная и довольно большая встречаемость ольхи черной, почти полное выпадение пыльцы ели в SA-2 и SA-3, высокое содержание спор полушника в AT-2 и AT-3, обилие пыльцы трав и их разнообразие.

Последние имеют 2 растянутых максимума: первый — в DR-3b и PB, второй — в SB-2 и SA-3. Это было результатом не только богатой флоры болот, но и наличия в SA безлесных травяных (луговых?) формаций. Анализ SR-спектров позволил выделить характерные флористические свиты, типичные для влажных и богатых почв, активно проявлявшие себя начиная с бореала.

Спорово-пыльцевые диаграммы, изученные в близко расположенных разрезах и характеризующие динамику растительности разновысоких террас, показали, что влияние локальных факторов (литологии осадков, скорости их накопления, а отсюда и формирования спорово-пыльцевых спектров во времени) значительно больше, чем представлялось ранее. От высоты над уровнем озера зависела не только глубина водоема и литология осадков, но и перерыв в осадконакоплении на первой террасе, а также в значительной степени и состав спектров. Особый интерес представляют спектры СПД болота Боярщина на глубине 4.0 м (около 9000 л. н.), которые обозначают резкий переход от максимума пыльцы березы к максимуму сосны. И в СПД болота Замошье на глубине тоже 4.0 м, но уже при возрасте примерно 7800 л. н. отмечено подобное же явление. В обоих случаях на этих глубинах накапливались супеси и пески, что характерно для регрессивных стадий озера. Можно лишь предполагать, почему береза-пионер, поселяющаяся на освобождающихся от воды территориях, столь быстро вытеснялась сосной. Были ли причиной резкие перепады климата, эвстатические поднятия, неотектоника или все вместе, определенно сказать трудно. О подобных моментах истории можно было бы рассуждать еще долго.

В целом же обе СПД (особенно болота Замошье) можно считать классическими для позднеледниковья—голоцена с ее типичными зональными чертами: ярко выраженным позднеледниковьем, типичной кривой пыльцы ели (кроме SA-2), четко выраженным климатическим оптимумом с хорошо обозначенной кривой суммы пыльцы широколиственных пород и лещины.

Данные по уровенному режиму озера, уточненные благодаря детальному тахеометрическому нивелированию, анализу СПД и ботанического состава торфа, легли в основу картографирования растительности по критическим временным срезам. Привлечение сведений по палеоклимату увеличило амплитуду природных характеристик, реконструируемых на каждой карто-схеме. Анализ современных природных условий Заонежья показал, что все реконструкции вполне могут быть экстраполированы на обширное побережье полуострова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 94-04-48004а) и ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Археология Карелии. Петрозаводск, 1996. 415 с.

Бискэ Г. С., Лак Г. Ц., Лукашов А. Д. и др. Строение и история котловины Онежского озера. Петрозаводск, 1971. 70 с.

Величко А. А., Андреев А. А., Климанов В. А. Динамика растительности и климата Северной Евразии в позднеледниковье и голоцене // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 4—60.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 63 с.

Горлов В. И. Геологическое строение Заонежского полуострова // Заонежье. Петрозаводск, 1993. С. 9—13 (Кижский вестник. № 2).

Девятова Э. И. Природная среда и ее изменения в голоцене. Петрозаводск, 1986. 109 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.

Елина Г. А., Арсланов Х. А., Климанов В. А. Этапы развития растительности голоцена в южной и восточной Карелии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 1—17.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Журавлев А. П. Заонежье в эпоху камня и раннего металла. Петрозаводск, 1994. 88 с.

Заонежье. Петрозаводск, 1993. 230 с. (Кижский вестник. № 2).

Климанов В. А. Климат Северной Евразии в позднеледниковье (в последний климатический ритм) // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 61—93.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменение климата северной Европы в позднеледниковье и голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. Вып. 5. С. 1164—1167.

Комплексное изучение и использование памятников археологии и природы европейского Севера. Петрозаводск, 1994. 100 с. (Кижский вестник. № 3).

Кузнецов О. Л. Флора и растительность Кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—20.

Лукашов А. Д. Новейшая тектоника Карелии. Л., 1976. 108 с.

Лукашов А. Д., Ильин В. А. Рельеф и четвертичные отложения Заонежского полуострова // Заонежье. Петрозаводск, 1993. С. 23—34. (Кижский вестник. № 2).

Молчанов И. В. Онежское озеро. Л., 1946. 189 с.

Панкрушев Г. А. Формирование берегов Онежского озера в голоцене (по археологическим данным) // Археологические памятники бассейна Онежского озера. Петрозаводск, 1984. С. 5—24.

Филимонова Л. В. Стандартные спорово-пыльцевые диаграммы позднеледниковья и голоцена средней Карелии // Палинология в России (к IX Междунар. палинолог. конгр.). (Хьюстон, Техас, 1995). М., 1995. С. 86—103.

Филимонова Л. В., Еловичева Я. К. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника Кивач // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 94—110.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шевелин П. Ф., Елина Г. А., Хомутова В. И., Арсланов Х. А. Отражение колебаний уровенного режима Онежского озера в растительности и стратиграфии болота Разломное в голоцене // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 39—59.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Юрковская Т. К., Елина Г. А. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование. 1991. СПб., 1991. С. 2—12.

Ekman I., Iljin V. Deglaciacion, the Yunger Dryas end moraines and their correlation in the Karelian A. S. S. R. and adjacent areas // Eastern Fennoscandian Yunger Dryas end moraines / Geological Survey of Finland. Espoo, 1991. P. 73—102.

Elina G. A., Filimonova L. V., Klimanov V. A. Late Glacial and Holocene Paleogeography of East Fennoscandia // Climate and environment changes of East Europe during Holocene and Late Pleistocene. Moscow, 1995. P. 20—27.

Институт биологии КНЦ РАН
Институт геологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 16 VI 1997

SUMMARY

A combined analysis of botanical, geographical, paleogeographic original data on Zaonezhsky Peninsula of the Onega Lake enable to obtain unique results concerning nature dynamics for the period of 11 200 years. The results based on the SR-spectra, water level variation of Onega Lake, climate dynamics, palynology and radiocarbon datings of sediments of two sections taken from different terraces. The spore-pollen diagrams clearly reflect zonal characteristics of vegetation dynamics, and they also have the obvious local specificity. The latter was caused both by potentially rich soils and significant influence of transgressive-regressive activity of Onega Lake. An anthropogenic influence over composition of spore-pollen spectra is of a great interest. It is manifested in increasing amount of *Betula pubescens* and *Alnus incana* pollen and great diversity of pollen grains rather than in the presence of the pollen remains of cereals.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 (470.324)

© Е. Э. Мучник

ЛИШАЙНИКИ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

E. E. MOOCHNICK. THE LICHENS OF THE CENTRAL CHERNOZEM STEPPES

В результате исследований степных участков Центрального Черноземья выявлены 128 видов лишайников. Проведены таксономический, биоморфологический, эколого-субстратный и географический анализы видового состава, установлены некоторые закономерности распределения лишайников. Приведены некоторые редкие и интересные виды степных лишайников региона.

Ключевые слова: лишайники, степи, редкие виды, меры охраны.

Степи Центрального Черноземья сохранились в настоящее время лишь отдельными фрагментами по склонам балок и речных долин, а также в местах, недоступных человеческой деятельности (Лавренко, 1940; Камышев, Хмелев, 1976). Такие фрагменты представляют собой, как правило, участки петрофитно-кальцефитной растительности. На северной границе своего распространения (Липецкая обл.) — это северный вариант кальцефитных луговых степей (Голицын, 1965) с частыми выходами известняков, реже — песчаников. Далее, к югу (бóльшая часть Воронежской, Курской и Белгородской областей) распространен южный вариант кальцефитных луговых степей на меловых подпочвах с выходами разнообразных в морфологическом отношении меловых останцов, изредка других горных пород (песчаников, мергелей или опок). Наконец на крайнем юго-востоке Воронежской обл. сохранились остатки так называемых «полупустынных степей» (Голицын, Матюшенко, 1964) с выходами песчаников — Степное Красногорье. В настоящий момент фактически все сохранившиеся степные участки на территории Центрального Черноземья являются охраняемыми и входят в состав заповедников, ботанических заказников или памятников природы.

До последнего времени лихенофлора степных сообществ Центрального Черноземья была изучена фрагментарно. В немногочисленных литературных источниках (Кашменский, 1906; Томин, 1926; Голицын, Матюшенко, 1964; Макарова, 1970; Григорьевская, 1974) содержатся сведения о 29 видах лишайников, характерных для степей региона (3 из указанных видов нами пока не найдены). В опубликованных нами ранее работах (Мучник, 1991, 1993, 1995, 1996 и др.) дается анализ лихенофлоры отдельных степных урочищ. Однако комплексного изучения биоразнообразия лишайникового компонента степных сообществ Центрального Черноземья не проводилось.

В задачи настоящей работы входило изучение видового состава лишайников степей Центрально-Черноземного региона, проведение его таксономического, биоморфологического, эколого-субстратного и географического анализов, выявление редких и интересных видов степных лишайников.

Материал и методика

В период 1993—1998[1] гг. изучали лихенофлору фрагментов степных сообществ на территории Воронежской, Липецкой, Курской и Белгородской областей. Воронежская обл. обследована фактически полностью, в Липецкой изучена юго-западная часть (до Лебедянского р-на включительно), в Белгородской — восточная часть (до линии Старый Оскол—Новый Оскол—Валуйки), в Курской обл. — небольшой участок (в пределах Горшеченского р-на). Исследования проводили маршрутным методом, сбор и обработку гербарных материалов осуществляли по общепринятой методике (Окснер, 1974). Правильность определения образцов проверена в гербарии Отдела лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. А. Комарова (БИН) РАН. Учтены также литературные данные. Объем семейств приводится по системе. I. Poelt (1973), номенклатура дана, за редким исключением, по R. Santesson (1993).

Результаты и обсуждение

Видовой состав лишайников изученных сообществ включает с учетом литературных данных 128 видов из 44 родов, 17 семейств и группы несовершенных лишайников. Поскольку исследования не охватывают территорию полностью, этот результат нужно считать предварительным. Однако нами изучены все типы характерных степных урочищ, и предположительно выявленное количество видов лишайников составляет около 85 % степной лихенофлоры региона. Среднее число видов в семействе — 7.1. Видовое разнообразие выше этого имеют 7 семейств (табл. 1).

Среднее число видов в роде — 2.9. Наиболее полиморфных, ведущих родов — 11 (табл. 2). Они объединяют 65.6 % от общего числа видов.

Наличие значительного числа полиморфных родов (приблизительно 1/4 от общего числа родов) в составе изученной лихенофлоры говорит о длительности процесса ее развития (Голубкова, 1983). Однако более 3/4 родов представлены 1—2 видами (из них по 1 виду содержат 22 рода). Указанный факт свидетельствует о значительном влиянии на формирование изученной лихенофлоры миграционных процессов.

Анализ спектров ведущих семейств и родов позволяет сделать следующие выводы. Высокое положение *Cladoniaceae, Lecideaceae, Verrucariaceae* в составе ведущих семейств сближает систематическую структуру изученной лихенофлоры с таковой каменистых арктических тундр (Голубкова, 1983). Явление вполне объяснимо: сходство наблюдается в наличии каменистого субстрата (для которого весьма характерно семейство веррукариевых), а также в структуре фитоценозов, включающих в себя в основном травянистые растения, реже кустарнички и мхи, на которых встречаются эпибриофитные лишайники из семейства лецидиевых. В петрофитных степях региона часто встречаются слабо задернованные участки, что способствует поселению эпигейных видов кладоний.

В то же время присутствие *Aspiciliaceae* в спектре ведущих семейств, а родов *Caloplaca, Collema, Aspicilia, Lecanora* — в родовом спектре подчеркивает аридность изученной лихенофлоры (Седельникова, Лащинский, 1990).

Аридность степной лихенофлоры прослеживается в составе экобиоморф. Преобладают ксерофильные жизненные формы (Голубкова, 1983): эндогенные эпилиты (2 вида), эпигенные накипные из группы однообразно-накипных (из подгрупп плотнокорковые, зернисто-бородавчатые, ареолированные, тониниеобразные), накипные из групп диморфных и чешуйчатых (всего 76), умбиликатные (1), свободноживущие кустистые и листоватые (3). К мезофильным жизненным формам относятся чешуйчато-кустистые (16), накипные лепрозные (2), кустистые (2) и листоватые широколопастные (4). Лишайники из группы листоватых рассеченнолопастных ризоидальных (24 вида) являются эвритопными. Таким образом, более 62 % видового состава представлены ксерофильными биоморфами.

---

[1] Статья была сдана в редакцию Ботанического журнала в 1997 г., однако в процессе ее доработки автором были учтены результаты исследований за прошедший с 1997 г. период времени.

Распределение степных лишайников по субстратам приведено в табл. 3.

Наиболее богат видовой состав лишайников на известняках, встречающихся преимущественно в Липецкой обл. Только для данного субстрата характерны *Catapyrenium lachneum* (Ach.) R. Sant., *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann, *Placynthium nigrum* (Huds.) Gray, ряд видов рода *Collema* (*C. auriforme* (With.) Copp., *C. cristatum* (L.) Weber ex Wigg., *C. polycarpon* Hoffm. и др.), *Rimularia furvella* (Nyl. ex Mudd) Hertel, *Lecanora albescens* (Hoffm.) Branth. et Rostr, *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Haffelner, *Caloplaca alociza* (A. Massal.) Mig., *C. scotoplaca* (Nyl.) H. Magn, *Rinodina calcarea* (Arnold) Arnold и др.

На мелах (включая крупные останцы и щебень) отмечены 25 видов. 4 вида являются общими для этих типов субстрата — *Verrucaria calciseda* DC., *V. muralis* Ach., *V. nigrescens* Pers., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. Для крупных останцов отмечены *Lecanora dispersa* (Pers.) Sommerf., *L. muralis* Rabenh., *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner, *Sarcogyne privigna* (Ach.) Massal., *Caloplaca decipiens* (Arnold) Blomb., *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *Rinodina lecanorina* Massal. и др. На мелком меловом щебне выявлены *Verrucaria acrotella* (Sm.) Ach., *V. fuscella* (Turner) Winch, *V. xyloxena* Norman, *Protoblastenia rupestris* (Scop.) Steiner, *Caloplaca lactea* (Massal.) Zahlbr. и др. Мелы встречаются на большей части Воронежской, Курской и Белгородской областей. Лихенофлоры известняков и мелов в целом имеют 15 общих видов.

ТАБЛИЦА 1

Состав ведущих семейств
лихенофлоры степей Центрального
Черноземья

Семейство	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Teloschistaceae	19	14.9
Cladoniaceae	16	12.5
Physciaceae	16	12.5
Lecanoraceae	14	10.9
Lecideaceae	12	9.4
Verrucariaceae	11	8.6
Aspiciliaceae	9	7.0
Итого	97	75.8

ТАБЛИЦА 2

Состав ведущих родов
лихенофлоры степей Центрального
Черноземья

Род	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Caloplaca	16	12.5
Cladonia	16	12.5
Lecanora	11	8.6
Aspicilia	7	5.5
Verrucaria	7	5.5
Collema	6	4.7
Physcia	6	4.7
Rinodina	5	3.9
Peltigera	4	3.1
Bacidia	3	2.3
Xanthoria	3	2.3
Итого	84	65.6

Слабогумусированный рыхлый мел и почва, богатая карбонатами, являются весьма специфичным субстратом. Здесь поселяются *Endocarpon pusillum* Hedw, *Endopyrenium desertorum* (Tomin) Oxn., *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norman, *Peltigera canina* (L.) Willd, *P. ponojensis* Gyeln., *P. rufescens* (Weiss) Humb, *Collema minor* (Pakh.) Tomin, *C. tenax* (Swartz) Ach., *Toninia sedifolia* (Scop.) Timdal., целый ряд видов рода *Cladonia* (*C. fimbriata* (L.) Fr., *C. macrophylla* (Schaer.) Stenh., *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich., *C. symphycarpa* (Ach.) Fr., *C. subrangiformis* Sandst. и др.). Кроме того, на поверхности почвы располагаются слоевища свободноживущих (кочующих) лишайников — *Cetraria steppae* (Savicz) Barreno et Varquez, *Parmelia ryssolea* (Ach.) Nyl., *Xanthoparmelia camschadalis* (Ach.) Hale.

Выходы песчаников на степных склонах встречаются как в северном, так и в южном и юго-восточном вариантах центрально-черноземных степей. Лихенофлора песчаников очень специфична и имеет довольно мало общих видов с лихенофлорами известняков и мелов (12 и 6 видов соответственно). На песчаниках встречены виды аспицилий — *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) Arnold, *A. cinerea* (L.) Koerb., *A. cupreoatra* (Nyl.) Arnold, *A. desertorum* (Kremp.) Mereschk., а также *Lobothallia alphoplaca* (Wahlenb.) Hafellner, *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach., *Rhizocarpon macrosporum* Rasanen, *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd., *Lecanora frustulosa* (Dicks.) Ach., *L. polytropa* (Hoffm.) Rabenh., *L. umbrina* (Ach.) A. Massal, *Acarospora veronensis* Massal., *Pleopsidium flavum* (Bellardi) Koerb., *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl., *Xanthoparmelia somloensis* (Gielink) Hale, *Ramalina polymorpha* (Liljebl.) Ach., *Physcia caesia* (Hoffm) Furnr., *P. dubia* (Hoffm.) Lettau, *Rinodina milvina* (Wahlenb. in Ach.) Th. Fr. и др.

Лихенофлора мергелей и опок не является «самостоятельной» и представляет собой скорее конгломерат видов, характерных для известняков, мелов и в меньшей степени песчаников.

Определенный интерес представляет видовой состав лишайников, поселяющихся на дерновинках зеленых мхов по меловым склонам. Преимущественно это виды семейства лецидиевых: *Bacidia bagliettoana* (Massal. et de Not) Jatta, *Micobilimbia hypnorum* (Lib.) Haffelner, *M. sabuletorum* (Schreber) Haffelner, *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch, а также *Protothelenella sphinctrinoidella* (Nyl.) H. Mayrhofer, *Polychidium muscicola* (Sw.) Gray, *Micarea melaena* (Nyl.) Hedl. и др. На меловых склонах существует еще одна экологическая «микрониша», освоенная лишайниками, — сухие остатки кустарничков, в основном чабреца мелового. На них произрастают *Caloplaca ferruginea* (Huds) Th. Fr., *C. holocarpa* (Hoffm) Wade, *C. stillicidiorum* (Vahl) Lynge (этот вид выделен нами вслед за А. Н. Окснером, 1993) и *Lecania fuscella* (Schaerer) Koerber, причем последние два вида характерны на изученных степных участках только для данного типа субстрата. На ветвях кустарников (спиреи, боярышника и др.), изредка встречающихся в степных сообществах, обитают широко распространенные в Центральном Черноземье эпифитные лишайники: *Lecanora carpinea* (L.) Vainio, *Caloplaca holocarpa, Physcia tenella* (Scop.) DC., *Physconia grisea* (Lam.) Poelt.

ТАБЛИЦА 3

Распределение степных лишайников Центрального Черноземья по субстратам

Субстрат	Число видов
Известняки	46
Мелы (крупные останцы)	16
Меловой щебень	13
Мергели и опоки	10
Песчаники	38
Слабогумусированный рыхлый мел и почва	29
Остатки кустарничков на меловых склонах	4
Мхи	15
Ветки кустарников	11

ТАБЛИЦА 4

Распределение степных лишайников Центрального Черноземья по географическим элементам

Географический элемент	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Арктовысокогорный	3	2.3
Аридный	15	11.7
Бореальный	21	16.4
Гипоарктомонтанный	7	5.5
Монтанный	10	7.8
Неморальный	9	7.1
Субокеанический	4	3.1
Мультизональный	57	44.5
Невыясненный геоэлемент	2	1.6
Итого	128	100

Таким образом, основу лишайниковой флоры степей Центрального Черноземья в настоящее время составляют эпилитные и эпигейные лишайники, с некоторым участием эпибриофитных, эпиксильных и эпифитных видов. Следует отметить слабую представленность в степных сообществах эврисубстратных видов (*Phaeophyscia orbicularis* (Necker) Moberg, *Physcia tribacia* (Ach.) Nyl., *Caloplaca ferruginea, C. holocarpa*), что свидетельствует о высокой специфичности степной лихенофлоры.

Географический анализ изученной лихенофлоры проводился на основе системы геоэлементов, разработанной рядом исследователей (Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983, и др.). Все выявленные виды лишайников распределены по 8 неравномерно представленным географическим элементам (табл. 4).

Такой широкий спектр геоэлементов — показатель сложного и длительного генезиса лихенофлоры. В частности, можно предполагать, что арктовысокогорные виды (*Collema polycarpon, Prothoparmelia badia, Protothelenella sphinctrinoidella*) являются гляциальными реликтами, подобно некоторым высшим сосудистым растениям кальцефитных степей Среднерусской возвышенности (Голицын, 1965). Подтверждением реликтовости указанных видов служат дизъюнктивность их ареалов, приуроченность к древним карбонатным субстратам и произрастание в группировках типа «сниженных альп», насыщенных реликтовыми видами высших сосудистых растений.

Миграции аридных и субокеанических теплолюбивых видов на территорию Центрального Черноземья, вероятно, связаны с позднеплиоценовым потеплением и значительной аридизацией климата. Экологически они приурочены к наиболее древним субстратам (известняки, мелы и песчаники), ценотически — к наиболее древним растительным группировкам. В «сниженных альпах» Среднерусской возвышенности выявлены аридные *Aspicilia desertorum, Caloplaca alociza, C. dolomiticola* (Hue) Zahlbr., *Collema minor, Endocarpon pusillum, Lecanora frustulosa, Ramalina polymorpha, Toninia sedifolia, Xanthoparmelia camschadalis* и субокеанические *Aspicilia calcarea, Caloplaca lactea, Verrucaria calciseda, Xanthoria calcicola.* В «полупустынностепных» группировках (Голицын, Матюшенко, 1964) Степного Красногорья собраны *Cetraria steppae*, занесенный в «Красную книгу СССР» (1984), *Cladonia subrangiformis* Sandst., *Lobothallia alphoplaca, Neophuscilia pulla, Parmelia ryssolea, Xanthoparmelia camschadalis*, принадлежащие аридному географическому элементу. Заметим, что все указанные виды имеют более или менее дизъюнктивные ареалы и за редким исключением единичные местонахождения на изученной территории. На основании вышеизложенного можно предположительно считать выявленные аридные и субокеанические виды лишайников третичными реликтами.

Большинство выявленных монтанных лишайников ценотически связаны с северным вариантом кальцефитно-петрофитных степей Среднерусской возвышенности (Липецкая обл.) и встречаются на известняковых скалах и осыпях. Это *Caloplaca variabilis* (Pers.) Mull., *Collema auriforme, Dermatocarpon miniatum, Polychidium muscicola, Rinodina calcarea, R. milvina, Lobothallia radiosa.* Одно местонахождение последнего вида известно южнее, на крупных меловых останцах музея-заповедника «Дивногорье» в Воронежской обл.; там же М. П. Томин (1926) отмечал другой монтанный вид — *Caloplaca granulosa* (Mull.-Arg.) Jatta. На территории Степного Красногорья выявлен *Aspicilia cupreoatra,* произрастающий на песчаниках, а в урочище Апухтинские песчаники (Тербунский р-н Липецкой обл.) обнаружено пока единственное местонахождение *Pleopsidium flavum.* Появление в изученной лихенофлоре монтанных видов лишайников, по аналогии с подобными данными по бриофлоре (Лазаренко, 1951), можно датировать различными эпохами, начиная с третичного времени и до голоцена включительно.

В распространении лишайников степных сообществ Центрального Черноземья прослеживаются некоторые широтные закономерности. Для северного варианта кальцефитных луговых степей выявлены 77 видов лишайников, для южного — 80, для полупустынных каменистых степей — 35 видов. Коэффициент сходства лихенофлор (по Сёренсену—Чекановскому в модификации Б. М. Шмидта (1974)) северного и южного вариантов составляет 0.46. Лихенофлора Степного Красногорья резко отличается и качественно, и количественно. Наблюдается довольно резкая аридизация лихенофлоры степей — увеличение доли лишайников аридного геоэлемента — с севера (5.2 %) на юг (11.3 %) и юго-восток (22.9 %). Закономерно происходит и ксерофилизация состава экобиоморф, в частности свободноживущие формы отсутствуют в северном варианте, 1 вид появляется в южном варианте и, наконец, 3 вида характерны для полупустынных каменистых степей.

Необходимо отметить, что более половины (68 видов) выявленных степных лишайников являются редкими и интересными. В их числе внесенный в «Красную Книгу СССР» (1984) *Cetraria steppae*; виды, редкие для европейской части бывшего

СССР (*Verrucaria calciseda, Collema minor, Acarospora macrospora* (Hepp.) Bagl., *Pleopsidium flavum, Rhizocarpon macrosporum* и др.); виды с редким и рассеянным распространением в Центральном Черноземье. В основном редкие виды произрастают на территории заповедников («Галичья Гора», «Дивногорье», Центрально-Черноземного), ботанических заказников и памятников природы. Охрана последних, к сожалению, осуществляется достаточно формально, и бо́льшая часть местообитаний редких видов лишайников находится под угрозой: местные жители практикуют неумеренный выпас скота, добычу мела, известняков или песчаников для строительных работ; из-за неосторожности часто происходят палы, что причиняет напочвенным видам лишайников значительный ущерб. Необходимо проведение некоторых природоохранных мероприятий, направленных в целом на сохранение уникальных степных сообществ Центрального Черноземья: разъяснительная работа среди местного населения, публикации в региональной печати, составление региональной «Зеленой Книги» и ее публикация, контроль со стороны областных Комитетов по охране окружающей среды и природных ресурсов за соблюдением режима охраны заказников и памятников природы.

Выводы

В настоящий момент установленный видовой состав лишайников обследованных степных участков Центрального Черноземья насчитывает 128 видов из 44 родов, 17 семейств и группы несовершенных лишайников; из них 68 видов являются редкими. Основу лихенофлоры составляют эпилитные и эпигейные виды. Прослеживаются определенные широтные закономерности в распределении лишайников различных экобиоморф и географических элементов. Можно предполагать, что аркто-высокогорные, аридные, субокеанические и, вероятно, часть монтанных видов являются реликтовыми на изученной территории.

Автор приносит глубокую благодарность сотрудникам Отдела лихенологии и бриологии БИН РАН за оказанную ими помощь в определении лишайников и научные консультации, а также А. А. Заварзину (Санкт-Петербургский государственный университет) за помощь в определении образцов пельтигер.

Работа осуществлена при поддержке гранта Санкт-Петербургского государственного университета (шифр 97-0-10.0-22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 281 с.

Голицын С. В. «Сниженные альпы» и меловые иссопники Среднерусской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1965. 16 с.

Голицын С. В., Матюшенко В. В. Элемент полупустыни на крайнем юго-востоке Центрального Черноземья // Науч. зап./ Воронеж. отд-ние Всесоюз. бот. о-ва. 1964. С. 15—22.

Григорьевская А. Я. К флоре мхов и лишайников Галичьей горы и Плющани // Науч. зап./ Воронеж. отд-ние Всесоюз. бот. о-ва. 1974. С. 18—21.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 181 с.

Кашменский Б. Ф. Лишайники Курской и Харьковской губ. // Бот. журн., издаваемый Отделением Ботаники Императорского С.-Петербургского Общества Естествоиспытателей. 1906. № 3. С. 73—110.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М., 1940. Т. 2. С. 121—176.

Лазаренко А. С. Мохова̂ рослинність вогких гранітних скель р. Тясмина (Еколого-географічний етюд) // Наук. зап./ Львівськ. наук. природ. музей АН УКРС. 1951. Т. 1. С. 40—49.

Макарова И. И. Лишайники учлесхоза «Лес на Ворскле» // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. науки. 1970. Вып. 52. № 351. С. 32—40.

Мучник Е. Э. Лихенофлора охраняемых территорий Воронежской области // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1629 — 1637.

Мучник Е. Э. Лихенофлора степных местообитаний бассейна Среднего Дона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. междунар. конф. (Тольятти, Россия, 6—10 сент. 1993 г.). Тольятти, 1993. С. 197.

Мучник Е. Э. К изучению лихенофлоры Степного Красногорья // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. М., 1995. С. 135—136.

Мучник Е. Э. К экологии лишайников меловых обнажений бассейна Среднего Дона // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных и центральных регионов России. Краснодар, 1996. С. 55—57.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Вып. 2: Морфология, систематика и географическое распространение. 281 с.

Окснер А. М. Флора лишайників Украіны. Киів, 1993. Т. 2. 541 с.

Седельникова Н. В., Лащинский Н. Н. Лишайники карбонатных местообитаний Салаира // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1990. № 2. С. 51—58.

Томин М. П. Материалы к лишайниковой флоре Воронежской губернии // Зап. Воронеж. с.-х. ин-та. 1926. Т. 5. С. 109—122.

Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Учен. зап. Тартуского ун-та. Тр. по ботанике. 1970. Т. 9. С. 5—233.

Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 929—940.

Poelt I. Classification // The Lichens. New York; London, 1973. P. 599—632.

Santesson R. The lichens and lichenecolous funge of Sweden and Norway. Lund, Sweden, 1993. 240 p.

Воронежский государственный университет

Получено 17 III 1997

SUMMARY

According to different literary sources 29 species of lichens were typical of the Central Chernozem steppes. The present studies (1993—1998) carried out in steppe phytocoenoses in Voronezh, Lipetsk, Kursk and Belgorod region revealed 128 species from 44 genera and 17 families and Lichenes imperfecti group. Taxonomical, biomorphological, ecologo-substrate and geographical analyses were conducted. Some latitudinal pattern in the distribution of steppe lichens was considered. More than half of the steppe lichens (68 species) are rare. Some measures of their protection are suggested.

УДК 581.143.23 : 58.035 : 582.542.1

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

К. Б. Фролов, Н. П. Демченко, В. В. Полевой

РОСТ И ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК МЕЗОКОТИЛЕЙ ПРОРОСТКОВ *ZEA MAYS* (*POACEAE*) В ТЕМНОТЕ И ПРИ ОСВЕЩЕНИИ КРАСНЫМ СВЕТОМ

K. B. FROLOV, N. P. DEMCHENKO, V. V. POLEVOI. GROWTH AND CELL DIVISION OF MESOCOTYLS OF *ZEA MAYS* (*POACEAE*) SEEDLINGS IN THE DARKNESS AND UNDER THE RED LIGHT

Изучали рост и деление клеток коровой паренхимы в верхней части мезокотиля 3-суточных этиолированных проростков *Zea mays* в темноте и при освещении красным светом (КС). Установлено, что КС подавлял рост мезокотилей. Длина клеток мезокотилей освещенных проростков была на 15 % меньше таковой неосвещенных проростков. Через 5 ч освещения происходило снижение величины митотического индекса и сокращение длины зоны деления. КС блокировал переход клеток к делению и прохождение фаз митоза через короткий промежуток времени после остановки роста. Предполагается, что блокирование перехода клеток к делению распространялось по мезокотилю в направлении от щиткового к колеоптильному узлу.

Ключевые слова: рост и деление клеток, мезокотиль, освещение красным светом, *Zea mays*, проростки.

Ингибирование красным светом (КС) роста высших растений впервые было описано в 1894 г. W. Rothert (цит. по: Vanderhoef et al., 1979). При освещении КС этиолированных проростков *Zea mays* L. и *Avena sativa* L. наблюдали быструю остановку роста мезокотилей (Goodvin, 1941; Iino, 1982; Yahalom et al., 1987). Мезокотилем называют часть проростка, расположенную между узлом щитка и колеоптильным узлом (Эзау, 1980). Установлено, что КС оказывает влияние на рост и деление клеток в участке мезокотиля, расположенном вблизи колеоптильного узла (Goodvin, 1941; Mer, Causton, 1967; Iino, 1982; Schaer et al., 1983; Yahalom et al., 1987, и др.). У *Avena sativa* и *Zea mays* длина участка клеточных делений не превышала 1.5 мм, начиная от колеоптильного узла (Causton, Mer, 1966; Yahalom et al., 1987). В последующих участках мезокотиля происходило растяжение клеток. В мезокотилях проростков *Z. mays* КС вызывал уменьшение числа делящихся клеток и скорости роста клеток (Schaer et al., 1983; Yahalom et al., 1987, и др.). Однако детальных исследований, посвященных изучению действия КС на процессы роста и деления клеток в мезокотилях, не проводилось.

Целью настоящей работы было изучение характера роста и деления клеток в участке мезокотиля проростка *Z. mays*, прилегающем к колеоптильному узлу, в темноте и при освещении КС.

Материал и методика

Работу проводили на проростках *Zea mays*, гибрид Молдавский-215, выращенных в термостате при 27° С в темноте. Через 3 сут от начала проращивания часть проростков (световой вариант) переносили на 5 ч в камеры с той же температурой и влажностью, что и в термостате. Камеры освещали КС (интенсивность 34 Дж/м^{2}с, светофильтр КС-17 с максимумом пропускания 660 нм). Другую часть проростков (темновой вариант) продолжали выращивать в термостате в прежних условиях. К началу опыта длина мезокотиля 3-суточных этиолированных проростков. *Z. mays* была равна 5.6 ± 0.4 см. В течение 5 ч опыта длина мезокотилей в темновом варианте увеличилась до 6.3 ± 0.2 см, в то время как длина мезокотилей проростков, освещенных КС, осталась на уровне исходной величины (5.5 ± 0.2 см). Измерение длины мезокотилей проводили при помощи линейки с точностью ± 1 мм. В обоих вариантах опыта одновременно фиксировали сегменты проростков длиной 5 мм, включающие верхнюю часть мезокотиля (около 2 мм), колеоптильный узел и базальные участки колеоптиля и листьев (см. таблицу-вклейку, *1*). Фиксацию проводили смесью Карнуа (абсолютный этиловый спирт, хлороформ, ледяная уксусная кислота в соотношении 6 : 3 : 1).

Материал заключали в парафин по общепринятой методике. Готовили серии продольных и поперечных срезов толщиной 7 мкм. Срезы окрашивали 1 %-ным раствором алцианового синего 8GS в 3 %-ной уксусной кислоте 30 мин и гематоксилином по Гейденгайну. Затем срезы заключали в канадский бальзам.

Рост и деление клеток изучали в верхней части мезокотиля длиной 1.5 мм. В обоих вариантах опыта характер роста и деления клеток вдоль продольной оси анализируемой части мезокотиля оценивали по изменению длины клеток и величины митотического индекса (МИ) (см. таблицу-вклейку, *1, 2*). Для этой цели на продольных срезах мезокотиля выбирали ряды клеток в 10—15-м слоях коровой паренхимы. В каждом мезокотиле анализировали по 6 рядов клеток. В каждом варианте опыта было изучено по 5 мезокотилей. Каждый ряд клеток коровой паренхимы был разбит на участки по 250 мкм, начиная от уровня, на котором расположен колеоптильный узел. Длину клеток измеряли при помощи окулярной линейки с точностью ± 1.5 мкм. На рис. 1 представлены средние арифметические значения величины МИ и ошибки среднего арифметического. На рис. 2 даны только средние арифметические значения длины клеток, а их ошибки средних не превышали 2 %.

Результаты и обсуждение

На поперечных срезах мезокотиль имеет продолговато-округлую форму (см. таблицу-вклейку, *3*). Более широкая часть мезокотиля с большим числом слоев коровой паренхимы находится со стороны проводящих пучков колеоптиля. По характеру организации проводящей системы мезокотиль имеет промежуточное строение между корнем и побегом (Avery, 1930; Борзова, Михалевская, 1969). Вблизи колеоптильного узла организация проводящей системы эндархная. Клетки протоксилемы расположены ближе к сердцевинной паренхиме, чем клетки метаксилемы (см. таблицу-вклейку, *4*). В изученной части мезокотиля клетки протоксилемы в отличие от метаксилемы имеют вторичные утолщения клеточной оболочки. В клетках флоэмы происходит отложение каллозы, которая интенсивно окрашивается алциановым синим (см. таблицу-вклейку, *4*). Клетки ксилемы в этой части не делятся, по мере удаления от узла их длина несколько увеличивается (см. таблицу-вклейку, *1*). В клетках метаксилемы наблюдается также увеличение размера ядра (см. таблицу-вклейку, *5*). Вероятнее всего, в этих клетках происходит эндоредупликация ДНК. В течение освещения КС изменений в структуре клеток ксилемы и флоэмы в этой части мезокотиля не наблюдалось.

В обоих вариантах опыта в верхнем участке мезокотиля длиной 1500 мкм в клетках коровой паренхимы наблюдались делящиеся клетки (рис. 1). На протяжении анализируемой части мезокотиля в темновом варианте опыта величина МИ изменялась незначительно. У проростков, облученных КС, она была достоверно меньше во всех участках. На удалении 1000—1500 мкм от узла в двух мезокотилях отсутствовали митозы: у одного в участке 1000—1250 мкм, у другого — 1250—1500 мкм. На расстоянии 1500 мкм от узла величина МИ в световом варианте опыта была близка к нулю, а в темновом варианте составляла 6.5 %. Следовательно, длина зоны деления клеток коровой паренхимы при действии КС сократилась.

Изменение характера роста на протяжении зоны деления в мезокотиле в темновом и световом вариантах опыта представлено на рис. 2. Кривые изменения длины клеток в обоих вариантах опыта проходят параллельно друг другу. Длина клеток в зоне деления у «темновых» и «световых» проростков увеличивалась по мере удаления от узла от 25 до 30 и от 21 до 25 мкм соответственно (рис. 2). Увеличение средней длины клеток на протяжении зоны деления в темновом варианте опыта могло быть

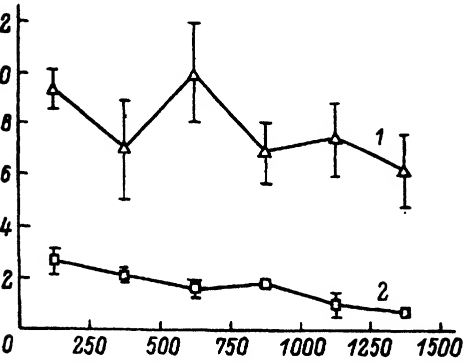


Рис. 1. Изменение величины митотического индекса вдоль продольной оси мезокотиля в верхней его части, прилегающей к колеоптильному узлу, у 3-суточных этиолированных проростков *Zea mays*, выращенных в темноте (*1*) и при действии КС в течение последних 5 ч выращивания (*2*).

По оси абсцисс — удаление участка мезокотиля от колеоптильного узла, мкм; по оси ординат — величина митотического индекса, %.

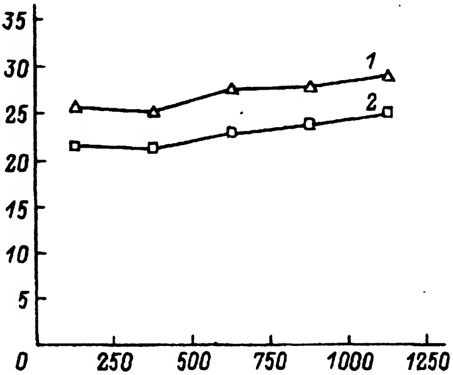


Рис. 2. Изменение длины клеток вдоль продольной оси мезокотиля в верхней его части, прилегающей к колеоптильному узлу, у 3-суточных этиолированных проростков *Zea mays*, выращенных в темноте (*1*) и при действии КС в течение последних 5 ч выращивания (*2*).

По оси абсцисс — удаление участка мезокотиля от колеоптильного узла, мкм; по оси ординат — размер клеток, мкм.

обусловлено как постепенным увеличением относительной скорости роста, так и увеличением длительности митотического цикла. В течение 5 ч действия КС на проростки длина мезкотилей не увеличилась. Следовательно, КС полностью останавливал рост мезокотилей. Длина клеток мезокотилей освещенных КС проростков была на 15 % меньше, чем у мезокотилей проростков, выращенных в темноте. Это могло произойти только в том случае, если КС останавливал деление клеток через короткий промежуток времени после остановки роста. Вероятнее всего, уменьшение величины МИ под действием КС обусловлено блокированием перехода клеток к митозу и остановкой через короткий промежуток времени прохождения клетками фаз митоза. Однако заметного изменения соотношения фаз митоза в световом варианте опыта не обнаружено. Вероятно, блокирование вступления клеток в митоз «продвигалось» снизу вверх (по направлению к колеоптильному узлу). В пользу этого предположения свидетельствуют уменьшение длины зоны деления клеток и большее значение величины МИ по мере приближения участков клеток к колеоптильному узлу. Скорее всего, разница во времени возникновения блокирования вступления клеток в митоз в различных участках зоны деления мезокотиля была незначительна. Поэтому средний размер этих клеток на всем протяжении анализируемой зоны уменьшился на одинаковую величину (рис. 2). Однако пока не ясна природа факторов, осуществляющих остановку роста и деления клеток. Необходимы детальные исследования роли фитогормонов в регуляции этих процессов.

Авторы выражают благодарность К. Н. Демченко за помощь в изготовлении гистологических препаратов и фотографий, а также Т. С. Саламатовой за критические замечания при подготовке рукописи статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-49007) и мэрии Санкт-Петербурга (грант М97-2.4Д-1003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзова И. А., Михалевская О. Б. Анатомическое строение стебля десятидневного проростка кукурузы // Вестн. МГУ. 1969. Сер. VI. Биология, почвоведение. № 4. С. 55—59.

Эзау К. Анатомия растений. М., 1980. 558 с.

Avery G. S. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats, and wheate // Bot. Gaz. 1930. Vol. 89. N 1. P. 1—39.

Causton D. R., Mer C. L. Analytical studies of the growth of the etiolated seedling of *Avena sativa*. I. Meristematic activity in the mesocotyl with special reference to the effect of carbon dioxide // New Phytol. 1966. Vol. 65. N 1. P. 87—99.

Goodvin D. C. On the inhibition of the first internode of *Avena* by light. // Am. J. Bot. 1941. Vol. 28. N 4. P. 325—332.

Iino M. Inhibitory action of red light on the growth of the maize mesocotyl: evaluation of the auxin hypothesis // Planta. 1982. Vol. 156. N 5. P. 388—395.

Mer C. L., Causton D. R. Analytical studies of the growth of the etiolated seedling of *Avena sativa*. II. The effects of growth-modifying factors on cell division and extension // New Phytol. 1967. Vol. 66. N 4. P. 665—681.

Schaer J. A., Mandoli D. F., Briggs W. R. Phytochrom-mediated cellular photomorphogenesis // Plant Physiol. 1983. Vol. 72. N 3. P. 706—712.

Vanderhoef L. N., Quail P. H., Briggs W. R. Red light-inhibited mesocotyl elongation in maize seedlings. II. Kinetic and spectral studies // Plant Physiol. 1979. Vol. 63. N 6. P. 1062—1067.

Yahalom A., Epel B. L., Glinka Z. et al. A kinetic analysis of phytochrom controlled mesocotyl growth in *Zea mays* seedlings // Plant Physiol. 1987. Vol. 84. N 3. P. 390—394.

Санкт-Петербургский государственный университет
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 IV 1998

SUMMARY

The growth and division of cortical parenchyma cells in the 1.5 mm-long uppermost mesocotyl part of three-days-old etiolated seedlings of *Zea mays* L. in the darkness and under the red light (RL) were investigated. The growth of mesocotyls of RL-irradiated seedlings was inhibited. The length of mesocotyl cells of irradiated seedlings was 15 % smaller than that of non-irradiated seedlings. The decrease of the mitotic rate and reduction of the dimensions of mitotic zone after 5 hours of RL treatment were shown. The RL blocked the transition of cells to division and the passage of mitotic phases shortly after growth had stopped. This block of the transition of cells to division is supposed to spread from the cotyledonary to coleoptile nodes.

УДК 581.14 : 58.036 : 582.572.2 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© М. В. Разумова, Л. М. Поздова

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДОРАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ДВУХ ВИДОВ *FRITILLARIA* (*LILIACEAE*)

M. V. RAZUMOVA, L. M. POZDOVA. EFFECT OF TEMPERATURE ON EMBRYO DEVELOPMENT AND SEED GERMINATION IN TWO SPECIES OF *FRITILLARIA* (*LILIACEAE*)

Оптимальным условием доразвития зародыша и прорастания семян *Fritillaria eduardii* и *F. pallidiflora* является холодная стратификация при 0—3 °С в течение 100—120 сут. Прерывание этого процесса повышенной температурой (25 °С) приводит к временной приостановке роста зародыша, который возобновляется сразу после возвращения семян в условия холодной стратификации при температуре 0—3 °С. При 9—10 °С доразвитие зародыша идет, но семена не прорастают. После переноса семян с зародышами, выросшими при 9—10 °С до максимальных размеров, в условия с температурой 0—3 °С им потребовалась для прорастания холодная стратификация такой же длительности (100 сут), как и нестратифицированным семенам с недоразвитым зародышем. Видимо, у семян исследованных видов *Fritillaria*, находящихся в сложном морфофизиологическом покое, процессы доразвития зародыша и нарушения покоя при 0—3 °С идут параллельно.

Ключевые слова: доразвитие зародыша, стратификация семян, температура, *Fritillaria*.

Представители рода *Fritillaria* характеризуются, по классификации М. Г. Николаевой (1977), морфофизиологическим покоем (Двораковская, 1970, 1971; Поздова, Разумова, 1994). В его основе лежит действие физиологического механизма торможения прорастания (ФМТ), которое сочетается с недоразвитием зародыша.

У семян рода *Fritillaria*, как и у других представителей сем. *Liliaceae*, зародыш небольшой, линейного типа, осевой и слабо дифференцированный. Длина зародыша лилейных по отношению к длине семени различна: сравнительно крупные зародыши (до 1/2 длины эндосперма) у *Lilium, Tulipa* и др., очень маленькие (1/5—1/12 длины эндосперма) у *Erythronium, Fritillaria* и др. (Петрова, 1977; Сравнительная..., 1985).

Доразвитие зародыша происходит после отделения семени от материнского растения. Для прорастания семян с морфофизиологическим покоем всех типов необходима холодная стратификация — одна или в комбинации с теплой стратификацией, так как доразвитие зародыша может происходить либо в тепле (типы простого морфофизиологического покоя), либо на холоде (типы сложного морфофизиологического покоя), а нарушение ФМТ — только на холоде. По литературным и нашим собственным данным, у семян различных родов сем. *Liliaceae* наблюдаются все типы морфофизиологического покоя. Так, для доразвития зародышей некоторых видов *Erythronium, Gagea, Lilium* необходимо тепло (Крокер, 1950; Лубягина, 1974; Baskin, Baskin, 1985); у семян видов *Camassia, Ornithogalum, Tulipa* доразвитие зародыша и прорастание лучше всего происходит в условиях низких положительных (0—3 °С) температур (Якимова, 1965; Николаева, Разумова, 1973; Разумова, Поздова, 1997).

Исследованию биологии прорастания семян рода *Fritillaria* L., одного из ценных высокодекоративных растений, посвященно немного работ, и имеющиеся данные довольно противоречивы. Согласно Г. И. Родионенко (1955), для прорастания семян *F. eduardii* Regel необходимы низкие температуры (около 4—6 °С), а семена *F. meleagris* L. могут прорастать только при высоких (18—20 °С) температурах (Лубягина, Ершова, 1989). Наиболее подробное изучение нескольких видов *Fritillaria* провела В. М. Двораковская (1970), которая установила, что для доразвития зародышей и прорастания семян 6 видов *Fritillaria* необходима сначала теплая, а затем холодная стратификация. Правда, более детальное исследование семян *F. ruthenica* Wikstr. (Двораковская, 1971) показало, что доразвитие зародыша этого вида, как и прорастание семян, идет лучше всего при 6—8 °С, хотя может происходить в пределах температур от 3 до 11 °С. Нами было показано, что оптимальной температурой для прорастания семян *F. eduardii* и *F. raddeana* Regel является 0—3 °С (Поздова, Разумова, 1994).

Таким образом, прорастание семян видов *Fritillaria*, как и любых семян, находящихся в морфофизиологическом покое, определяют 3 последовательно проходящие процесса, а именно доразвитие зародыша в семени после отделения его от материнского растения, устранение физиологического механизма торможения прорастания, собственно прорастание. Все 3 процесса температурозависимы. Наименее изученным из них является процесс постэмбрионального развития зародыша, а также условия, при которых происходит нормальное протекание этого процесса.

Целью данной работы было изучение внутрисеменного роста зародышей в зависимости от температуры у 2 видов *Fritillaria: F. eduardii* Regel и *F. pallidiflora* Schrenk.

Материал и методика

Семена *F. eduardii* и *F. pallidiflora* были собраны с растений, выращенных в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург). Проращивание проводили в чашках Петри по 25 шт. в каждой в 3 повторностях. Измерение длины зародышей (линейного роста) проводили каждые 5 сут на интактных семенах, так как кожура и эндосперм семян *Fritillaria* прозрачны. На рисунках приведены только основные промеры длины зародышей для облегчения восприятия результатов.

Опыты были поставлены по следующей схеме.

1. Для изучения оптимальных температурных условий прорастания семена проращивали при температурах 0—3, 9—10 и 18—20 °С.
2. Для изучения специфики действия высокой температуры на процесс доразвития зародыша семена *F. eduardii* проращивали при оптимальном температурном режиме 0—3 °С, но через каждые 5 сут семена переносили в условия повышенной температуры (25 °С). Было сделано 7 переносов семян после разных сроков холодной стратификации.
3. Семена *F. pallidiflora* проращивали при 2 температурных режимах: 0—3 и 9—10 °С, благоприятных для роста зародыша. Переносы семян в условия повышенной температуры (25 °С) проводили через 10 сут стратификации при 0—3 и 9—10 °С. Было сделано по 4 таких переноса.

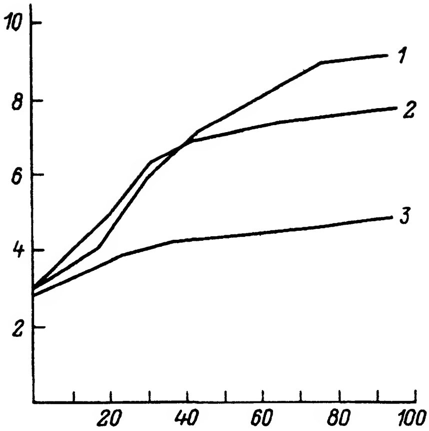
Семена обоих видов находились при 25 °С в течение 20 сут, после чего их возвращали на оптимальную температуру.

Результаты и обсуждение

Семена обоих изученных видов *Fritillaria* имеют зародыши небольшого размера, которые занимают не более 1/3—1/5 длины семени, — 3 мм у *F. eduardii* и 1.2 мм у *F. pallidiflora*. При проращивании семян при 18—20 °С зародыши обоих видов трогаются в рост, который прекращается после 40-х сут (рис. 1, 2). При 0—3 °С рост

Рис. 1. Рост зародышей в семенах *Fritillaria eduardii* при разной температуре.

Температура, °С: *1* — 0—3, *2* — 9—10, *3* — 20. По оси абсцисс — продолжительность опыта, сут; по оси ординат — длина зародыша, мм.



зародышей идет достаточно интенсивно и они достигают своей максимальной длины 9.2 мм за 85 сут у *F. eduardii* и 6.1 мм за 90 сут у *F. pallidiflora,* т. е. за время доразвития зародыши увеличиваются в линейных размерах в 3 и 5 раз соответственно, заполняя всю полость семени. При 9—10 °С зародыши *F. eduardii* начинают расти так же интенсивно, как и при 0—3 °С, но после 40-х сут рост их несколько замедляется, а после достижения длины 7.8 мм на 74-е сут опыта прекращается. У семян *F. pallidiflora* зародыши при 9—10 °С растут даже более интенсивно, чем при 0—3 °С, однако при обоих температурных режимах зародыши вырастают до максимального размера в один срок, на 90-е сут (рис. 2).

При высокой температуре (25 °С) зародыши *F. eduardii* практически не растут вне зависимости от того, на каком временно́м этапе процесса доразвития сделан перенос (рис. 3). Если при 0—3 °С за 20 сут опыта длина зародышей увеличилась в среднем на 2.3 мм, то при 25 °С — только на 0.7 мм. После возврата в оптимальные для доразвития зародышей температурные условия (0—3 °С) скорость их роста приближается к контрольной. На 95-е сут опыта во всех вариантах независимо от того, когда был сделан перерыв, зародыши достигают своей максимальной длины, и еще через 1 мес холодной стратификации начинается прорастание семян.

Изучение роста зародышей и прорастания семян *F. pallidiflora* проводили по более широкой схеме. В работах Двораковской (1970, 1973), изучавшей прорастание семян этого вида в грунте, сделан вывод о необходимости двухэтапной стратификации: теплого периода для доразвития зародышей и последующего холодного — для прорастания семян.

Для изучения влияния высокой температуры на внутрисеменной рост зародыша мы переносили семена в условия с температурой 25 °С после разных сроков

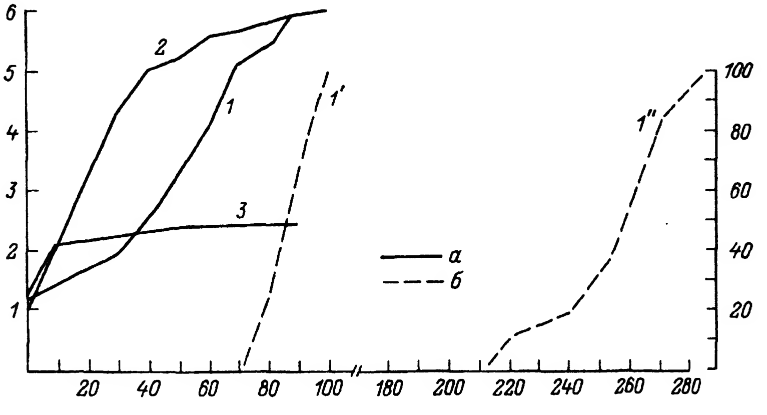


Рис. 2. Рост зародышей (*а*) и прорастание семян (*б*) *Fritillaria pallidiflora* при разной температуре.

а — рост зародышей при температуре, °С: *1* — 0—3, 2 — 9—10, *3* — 20; *б* — прорастание семян при t, °С: *1′* — 0—3, *1″* — 0—3 (после стратификации при 9—10 °С в течение 180 сут). По оси абсцисс — продолжительность опыта, сут; по осям ординат: слева — длина зародыша, мм; справа — доля проросших семян, %.

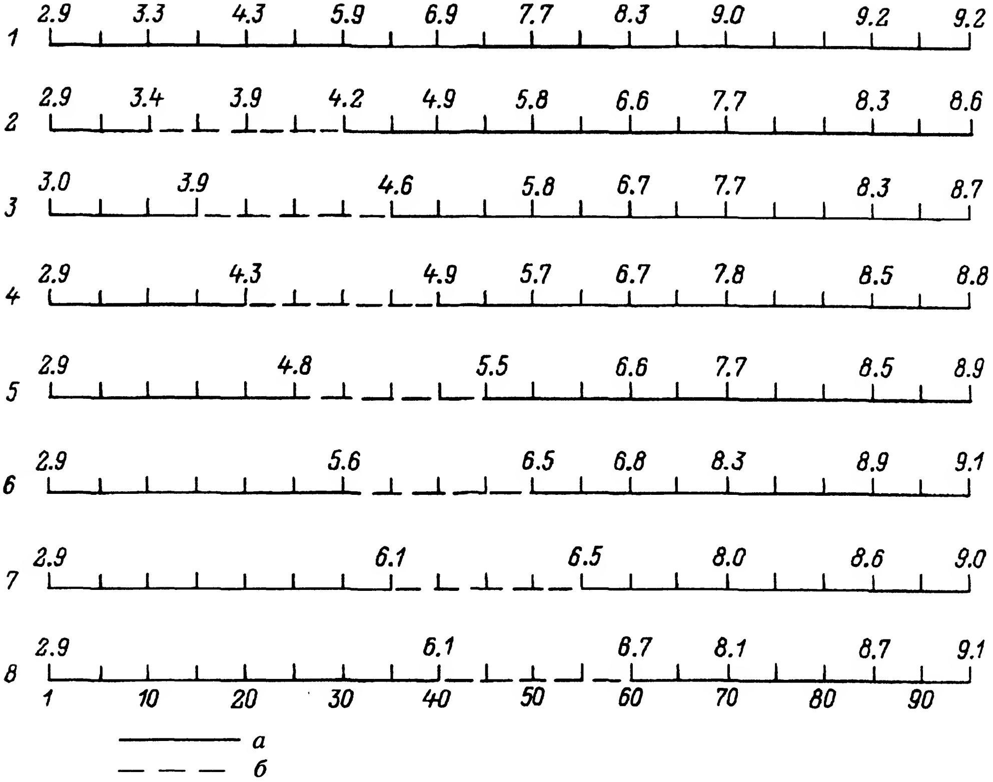


Рис. 3. Рост зародышей (длина в мм) в семенах *Fritillaria eduardii* во время стратификации при 0—3 °С и прерывании этого процесса повышенной температурой.

1—8 — варианты опыта. Температура, °С: *а* — 0—3, *б* — 25. По горизонтальной оси — продолжительность опыта, сут.

стратификации как при 0—3, так и при 9—10 °С (рис. 4). Во время стратификации при 0—3 °С было сделано 4 переноса семян в условия повышенной температуры (25 °С): через 40, 50, 60 и 70 сут холодной стратификации (рис. 4, *2—5*), т. е. в те сроки, когда наблюдался наиболее интенсивный рост зародыша в контрольном варианте. Рост зародышей *F. pallidiflora* при 25 °С прекращался и вновь начинался только после возврата их (через 20 сут) в условия пониженной температуры. Зародыши после перерыва достигали своей максимальной длины на 110—120-е сут, после чего начиналось прорастание.

Во время стратификации при 9—10 °С было сделано 4 переноса семян в условия повышенной температуры (25 °С): через 10, 20, 30 и 40 сут (рис. 4, *7—10*) сроком на 20 дней. Так же как и в предыдущей серии опытов, зародыши прекращали рост в течение всех 20 сут пребывания в условиях повышенной температуры. После возврата семян на температуру 9—10 °С зародыши сразу же начинали расти, достигая максимальной величины в те же сроки, что и в контрольном варианте (на 90-е сут), но после этого семена не прорастали. В дальнейшем, выдерживая семена 180 сут при 9—10 °С, мы не наблюдали прорастания даже единичных семян.

Таким образом, изучение внутрисеменного роста зародышей 2 видов *Fritillaria* показало, что этот процесс, так же как и у семян *Tulipa tarda* (Разумова, Поздова, 1997), находится в тесной зависимости от температуры. Доразвитие зародышей видов *Fritillaria* не завершается при 20 °С (рис. 1, 2). Обращает на себя внимание тот факт, что при температуре 20 °С у *F. pallidiflora* начинается довольно интенсивный рост зародыша в первые 40 сут опыта, затем он вскоре прекращается. Небольшой рост

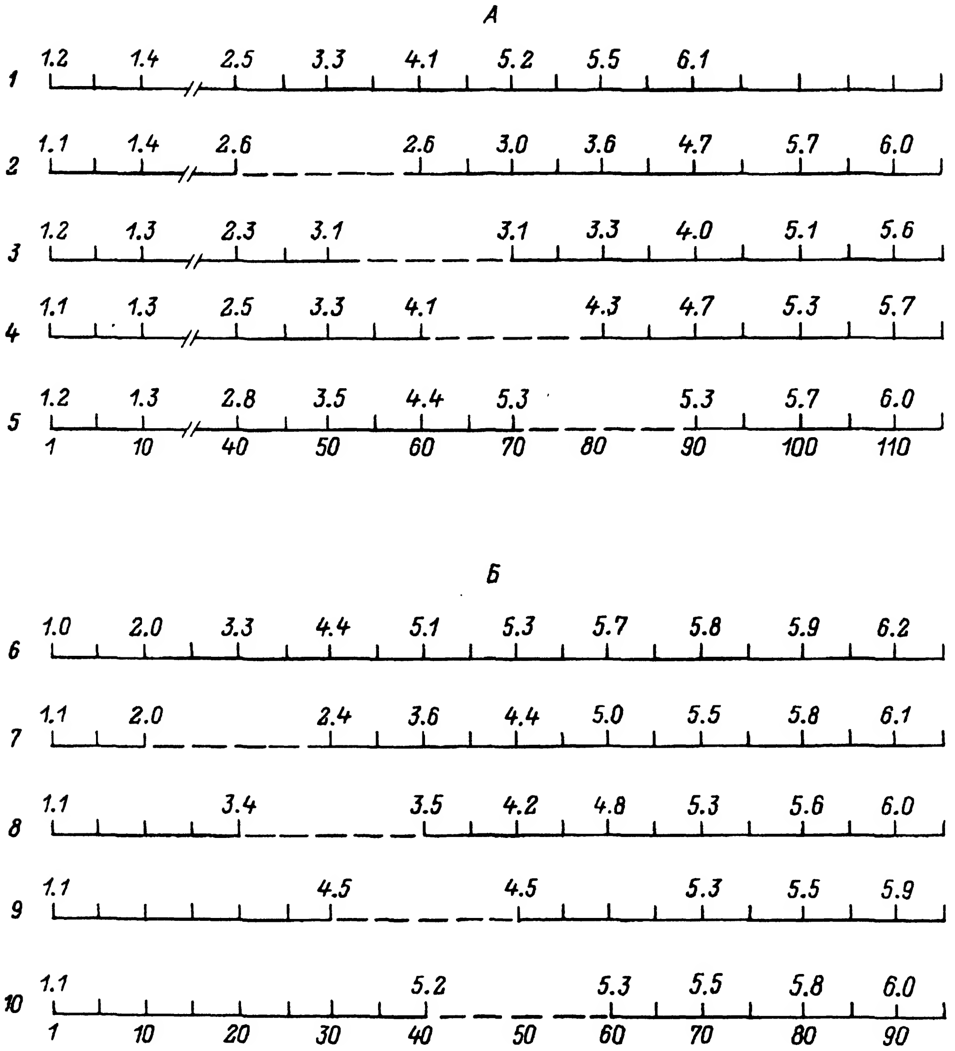


Рис. 4. Рост зародышей (длина в мм) в семенах *Fritillaria pallidiflora* во время стратификации при 0—3 (*А*), 9—10 °С (*Б*) и прерывании этого процесса повышенной температурой.

1—10 — варианты опыта. Температура, °С: *а* — 0—3 (*А*), 9—10 (*Б*); *б* — 25. По горизонтальной оси — продолжительность опыта, сут.

зародыша наблюдается также у семян *F. eduardii* (рис. 3) при переносе семян в условия повышенной температуры (25 °С) после разных сроков холодной стратификации. Подобная картина начала интенсивного роста зародыша при высокой температуре с последующей остановкой наблюдалась разными авторами у семян некоторых видов с морфофизиологическим покоем: *Heracleum sphondylium* (Stokes, 1952), *Delphinium tricorne* (Baskin, Baskin, 1994), *Thaspium pinnatifidum* (Baskin et al., 1992), *Tulipa tarda* (Николаева, Разумова, 1973).

На семенах борщевика P. Stokes (1953) показала, что только при низкой температуре происходит доразвитие зародыша, сопровождающееся мобилизацией запасных белков в эндосперме семени, которые становятся доступными для роста зародыша. Этот факт подтвердила И. А. Иванова (1967) на семенах 13 видов растений с недоразвитым зародышем. При проращивании семян при низкой (2 °С) и высокой (20 °С) температурах зародыши сначала растут быстрее при 20, чем при 2 °С, однако, как только растворимые запасные вещества будут истрачены, рост зародыша при 20 °С прекращается. Б. Б. Янкелевич, М. Г. Николаева (1975) предположили, что первоначальной реакцией зародыша на температурные воздействия является скорее всего изменение активности ферментов. Ими было показано, что активность ряда ферментов очень низка у покоящихся семян яблони, если их держать в тепле. Под влиянием холодной стратификации, при которой происходит нарушение покоя у этих семян, активность ферментов возрастает. Прерывание холодной стратификации высокой температурой сопровождается снижением активности ферментов до величин, характерных для покоящихся семян. У семян клена активность кислой фосфатазы, которая участвует в мобилизации запасов фосфора, увеличивается под действием холодной стратификации, при ее прерывании повышенной температурой активность фермента снижается в 3 раза (Полякова и др., 1986). Хотя эти работы проведены на семенах с физиологическим покоем, т. е. с полностью развитым зародышем, аналогичная реакция зародыша на температурные воздействия может быть характерна и для семян с морфофизиологическим покоем.

Доразвитие зародышей обоих изученных нами видов *Fritillaria* происходит при 2 температурных режимах (0—3 и 9—10 °С), но последующее прорастание семян имеет место только при 0—3 °С. Семенам *F. eduardii* требуется еще дополнительное пребывание в условиях холодной стратификации (не меньше 1 мес), чтобы произошло устранение ФМТ и нарушение покоя. У семян *F. pallidiflora* прорастание начинается сразу после окончания процесса доразвития зародыша. С другой стороны, при 9—10 °С семена *F. pallidiflora* с зародышем, достигшим максимальной величины, не могли прорасти без дополнительного срока холодной стратификации (100 сут) при 0—3 °С, т. е. для устранения ФМТ им понадобился такой же период холодной обработки, как и семенам, не прошедшим стратификацию (рис. 2). Семенам *F. pallidiflora* при 9—10 °С понадобилось 90 сут для доразвития зародыша и еще 100 сут при 0—3 °С для прорастания семян, в то время как при постоянной температуре 0—3 °С оба этих процесса завершились за 100 сут. Исходя из этих результатов можно сделать вывод, что процессы доразвития зародыша и устранения ФМТ при 0—3 °С идут одновременно, а не последовательно. Так как зародыши, выросшие при 9—10 °С до максимальных размеров, при переносе на холод не смогли прорасти сразу (как при постоянной температуре 0—3 °С), можно предположить, что процесс их доразвития не закончился. Видимо, в зародыше должны произойти какие-то метаболитические и/или анатомические изменения, которые возможны только при определенной температуре, специфичной для каждого вида (для *F. pallidiflora* — 0—3 °С). О природе этих изменений, происходящих в зародыше при окончании процесса доразвития, мы можем сделать только отдельные предположения. Это могут быть изменения в активности ферментов или гормонов.

Что касается анатомических исследований, то рядом авторов (Лодкина и др., 1971; Николаева, 1993) особое внимание до настоящего времени придавалось образованию комплексов клеток в процессе доразвития зародыша. Такие комплексы клеток окружены снаружи единой оболочкой, более утолщенной по сравнению с оболочками, разделяющими клетки внутри комплекса. У семян с физиологическим покоем (*Acer tataricum*) комплексы клеток закладываются в процессе созревания семян на материнском организме; у семян, находящихся в простом, глубоком морфофизиологическом покое (*Euonymus europaea, Panax ginseng*), — в конце теплой или самом начале холодной стратификации, т. е. тогда, когда заканчивается доразвитие зародыша. Однако у семян *Fraxinus excelsior* заложение комплексов начинается в тепле и продолжается в течение всей последующей холодной стратификации (Ляшук, 1971). Авторы считают, что эти клеточные комплексы играют важную роль в процессе прорастания: быстрое и одновременное растяжение клеток в комплексах позволяет зародышу легко прорвать окружающие семя покровы и вынести проросток на поверхность почвы (Лодкина и др., 1971). Так как заложение комплексов клеток происходит у семян разных растений при разных температурных режимах, специфических для данного вида, можно предположить, что у семян видов *Fritillaria* заложение комплексов клеток происходит только при температуре 0—3 °С. Однако этот вопрос еще далек от разрешения. Комплексы клеток были обнаружены у большого числа видов растений (и не только в зародыше), но только в единичных работах прослеживается их связь с окончанием развития зародыша (Лодкина и др., 1971). У семян, находящихся в сложном морфофизиологическом покое, этот вопрос совсем не изучен, за исключением семян *Aconitum soongaricum*, у которого было подтверждено формирование таблитчатых клеток при температурах 9—10 и 0—3 °С, благоприятных для процесса доразвития зародыша этого вида (Бутузова и др., 1995). Поэтому пока можно утверждать тот факт, что полное доразвитие зародышей у семян видов *Fritillaria* может иметь место только при низкой температуре 0—3 °С и не завершается при 9—10 °С.

Заключение

Полученные данные позволяют сделать вывод, что семена 2 изученных видов *Fritillaria* характеризуются сложным, глубоким морфофизиологическим покоем, для нарушения которого необходима холодная стратификация при 0—3 °С. При этой температуре успешно идет доразвитие зародышей и последующее прорастание семян. При 9—10 °С зародыши растут в длину, но доразвитие их, по-видимому, не заканчивается. На это указывает тот факт, что при переносе в условия с температурой 0—3 °С семян с зародышами, выросшими до максимальных размеров при 9—10 °С, им потребовалась снова холодная стратификация такой же длительности, как нестратифицированным семенам с недоразвитым зародышем. При постоянной температуре 18—20 °С зародыш практически не растет. При переносе семян после разных сроков холодной стратификации в условия повышенной температуры зародыш либо вообще не растет (*F. pallidiflora*), либо рост его сильно тормозится. Однако при возвращении семян в благоприятные условия рост зародышей возобновляется незамедлительно, это позволяет предположить, что при высокой температуре не нарушается нормальный ход эмбриогенеза, а имеет место лишь временная приостановка ростовых процессов, которая носит обратимый характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутузова О. Г., Поздова Л. М., Титова Г. Е. Особенности эмбриогенеза видов с морфофизиологическим типом покоя семян на примере *Aconitum soongaricum Stapf* (*Ranunculaceae*) // Тез. докл. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 1995. С. 206—207.

Двораковская В. М. О прорастании семян некоторых видов *Fritillaria* // Бюл. ГБС. 1970. Вып. 75. С. 96—97.

Двораковская В. М. Развитие зародыша и прорастание семян *Fritillaria ruthenica Wikstr.* // Морфология цветковых растений. М., 1971. С. 170—180.

Двораковская В. М. Ритм развития всходов и ювенильных растений некоторых видов рода *Fritillaria* // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. № 8. С. 58—63.

Иванова И. А. Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 26 с.

Крокер В. Рост растений. М., 1950. 359 с.

Лодкина М. М., Ляшук А. И., Николаева М. Г. Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 321—334.

Лубягина Н. П. К биологии прорастания семян кандыка сибирского и гусиного лука низкого // Бюл. ГБС. 1974. Вып. 91. С. 72—74.

Лубягина Н. П., Ершова Э. А. Рябчик шахматный — растение, нуждающееся в охране // Бюл. ГБС. 1989. Вып. 154. С. 30—34.

Ляшук А. И. Анатомические изменения зародыша *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1689—1693.

Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1350—1368.

Николаева М. Г. Биология развития растений // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 4. С.75—86.

Николаева М. Г., Разумова М. В. О влиянии температуры и ростовых веществ на прорастание семян тюльпана // Бюл. ГБС. 1973. Вып. 89. С. 73—75.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. М., 1977. 213 с.

Поздова Л. М., Разумова М. В. Покой и прорастание некоторых редких растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 69—73.

Полякова Е. Н., Николаева М. Г., Далецкая Т. В. Активность кислой фосфатазы при нарушении индуцированного покоя в семенах клена татарского // Физиология растений. 1986. Т. 33. Вып. 6. С. 1130—1137.

Разумова М. В., Поздова Л. М. О вторичном покое у семян с недоразвитым зародышем (на примере *Tulipa tarda, Liliaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 62—66.

Родионенко Г. И. Фритиллярия Эдуарда в природе и в культуре // Интродукция растений и зеленое строительство. Л., 1955. Вып. 4. С. 272—279.

Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. 318 с.

Якимова Т. В. Влияние стратификации на прорастание семян субтропических растений // Бюл. ГБС. 1965. Вып. 57. С. 94—97.

Янкелевич Б. Б., Николаева М. Г. Изменение активности ферментов в семенах яблони под влиянием стратификации // Физиология растений. 1975. Т. 22. Вып. 3. С. 633—635.

Baskin J. M., Baskin C. C. Seed germination ecophysiology of the woodland spring geophyte *Erythronium album* // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146. N 1. P. 130—136.

Baskin C. C., Baskin J. M. Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricorne* (*Ranunculaceae*) // Int. J. Plant. Sci. 1994. Vol. 155. N 6. P. 738—743.

Baskin C. C., Chester E. W., Baskin J. M. Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of *Thaspium pinnatifidum* (*Apiaceae*) // Int. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153. N 4. P. 565—571.

Stokes P. A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. II. The effect of temperature on after-ripening // Ann. Bot. 1952. Vol. 16. N 63. P. 571—576.

Stokes P. A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. III. The effect of temperature on metabolism // Ann. Bot. 1953. Vol. 17. N 65. P. 157—169.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 VI 1997

SUMMARY

The optimal condition for embryo growth within the seed and seed germination of *Fritillaria eduardii* and *F. pallidiflora* is the cold stratification at 0—3 °C for 100—120 days. An interruption of the cold stratification by elevated temperature (25 °C) resulted in temporary pause of embryo linear growth. After return of the embryos to the favourable temperature, their growth is resumed immediately. The embryos grow at the temperature 9—10 °C, but the seeds do not germinate. After transfer of the seeds with embryos, which had grown at 9—10 °C up to the maximal length, to the temperature 0—3 °C they require the same length of the cold stratification (100 days) as do the non-stratified seeds with underdeveloped embryos. The processes of embryo growth and breaking the complex morphophysiological dormancy in *Fritillaria* seeds are likely occur simultaneously rather than successively.

УДК 069.51 : 582.683.2
Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© А. Л. Эбель

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE*, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ ИМ. П. Н. КРЫЛОВА ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА (ТК)

A. L. EBEL. TYPE SPECIMENS OF THE *BRASSICACEAE* TAXA KEPT IN KRYLOV HERBARIUM OF THE TOMSK STATE UNIVERSITY (TK)

Приведен список типовых образцов сем. *Brassicaceae*, хранящихся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК). Список содержит 50 видов из 28 родов. Наибольшим числом видов представлены роды *Alyssum* (8), *Draba* (4), *Lepidium* (4), *Stroganowia* (4), *Achoriphragma* (3), *Erysimum* (3).

Ключевые слова: типовые образцы, *Brassicaceae*, ТК.

Отдел типов начал формироваться в Гербарии им. П. Н. Крылова лишь в 1980 г. (Положий, 1986). В результате работы по созданию типовой коллекции ТК из региональных отделов гербария были выделены номенклатурные типы около 250 таксонов. Однако, как отмечали сами авторы каталога типовых образцов, «Работа по выявлению типов в отделах Гербария продолжается... можно ожидать значительное пополнение этой коллекции» (Положий, Балашова, 1989 : 4).

В 1997 и 1998 гг. мною была проведена ревизия материалов по сем. *Brassicaceae* во всех основных отделах Гербария им. П. Н. Крылова. При этом было обнаружено довольно большое количество типовых образцов *Brassicaceae*. Многие из них являются эксикатами, присланными в разное время в ТК. Особую ценность представляют виды, описанные Г. С. Карелиным и И. П. Кирилловым и изданные как «Джунгарские растения, собранные в 1840 и 1841 гг. Карелиным и Кирилловым». Типовые образцы имеются также в эксикатах «Гербарий флоры СССР (Гербарий русской флоры)», «Гербарий флоры Средней Азии» и в некоторых других. Типы отдельных таксонов получены как дублеты из других ботанических учреждений (Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Центральный сибирский ботанический сад (ЦСБС) СО РАН). Несколько видов крестоцветных были описаны по материалам гербария им. П. Н. Крылова.

Всего в ТК выявлено 95 типовых экземпляров *Brassicaceae*, которые относятся к 49 видам и одному подвиду из 28 родов. Из них для 9 видовых названий указывается голотип или лектотип; для 33 — изо- или изолектотипы, а для 21 — паратипы или синтипы. Разновидности и формы не учитывались, кроме *Alyssum obovatum* var. *paradoxum* Serg., который недавно был возведен в ранг подвида (Эбель, 1997).

Для каждого таксона в настоящем сообщении приведены следующие сведения: первоначальное название с указанием автора и первоисточника; название, принятое в настоящее время (оно указывается в скобках); категория типа; число листов (если их более одного); оригинальный текст гербарной этикетки. Для большинства таксонов указан гербарий, в котором хранится основная типовая коллекция (голотип или лектотип), при этом были использованы кроме протологов и другие литературные данные (Буш и др., 1939; Голоскоков, 1963; Черепанов, 1967; Бочанцев, 1984; Губанов, 1993, и др.).

1. *Alyssum baicalicum* E. J. Nyárády, 1939, Bul. Grăd. Bot. Cluj, 18, 1-4 : 94, tab. 5, fig. 11.

Syntypus: «In [jusul orasului?] Irkuczk. leg. Vitkovszky».

Экземпляр снабжен только этой этикеткой с не совсем разборчивой надписью, сделанной E. J. Nyárády, вероятно, по-румынски. Позднее этот экземпляр цитируется как «circa oppid. Irkuczk» (Nyárády, 1949). К гербарному листу подклеен оригинальный рисунок (детали цветка), выполненный автором вида.

2. *A. borzaeanum* E. J. Nyárády, 1926, Bul. Grăd. Bot. Cluj, 6 : 90.

Isotypus: «Dobrogea, distr. Constanta. In arenosis maritimis inter lacum Tuzlaghiol et Pontum Euxinum prope balneas Movila Techirghiol in ditione oppidi Constanta. Alt. cca 2—10 m. s. m. — 25 Iun. 1926, E. J.Nyárády et E. Pop.» («Flora Romaniae exsiccata № 647b»). (Holotypus CL).

3. *A. caliacre* E. J. Nyárády, 1926, Bul. Grăd. Bot. Cluj, 6 : 92.

Isotypus: «Dobrogea, distr. Caliacra. In abruptis calcareis supra Pontum Euxinum (Marea Neagra) ad „Caput Caliacra", versus vallem Bolota et etiam versus pagum Giaursuiuciuc. Alt. cca 50—80 m. s. m. — 28 Iun. 1926, E. J. Nyárády» («Flora Romaniae exsiccata № 648»). (Holotypus CL).

4. *A. fallax* E. J. Nyárády, 1949, Anal. Acad. Române, ser. A, Mem. 3, 1:31.

Syntypus: «Алтай. Р. Эканур. Скалы. 22 VII 1921. В. Сапожников».

5. *A. fedtschenkoanum* N. Busch, 1923, Not. Syst. Petropol. 4, 19—20:145.

Syntypus: «Семипал. обл., Зайсанск. у., Южн. Алтай. Николаевка — Успенка, 6 авг. 1914 г. В. Сапожников». (Holotypus LE!).

6 *A. microphylliforme* E. J. Nyárády, 1949, Anal. Acad. Române, ser. A, Mem. 3, 1:11.

Syntypi: «Томск. губ., Барнаульск. у., с. Локоть. Пески в сосновом бору. 9 мая 1914 г. Б. Шишкин», «Семипалат. обл., Чарский тракт. Окрестности Николаевки и Георгиевки, 25 мая 1904, В. Сапожников», «Семипал. обл., Правый берег р. Иртыш бл. станции Известка, 21 мая 1904. В. Сапожников».

Ко всем 3 гербарным листам подклеены оригинальные рисунки E. J. Nyárády (детали цветка).

7. *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. var. *paradoxum* Serg. 1964, Фл. Зап. Сиб. 12, 2:3311 (=*A. obovatum* subsp. *paradoxum* (Serg.) A. L. Ebel).

Lectotypus cum isolectotypis (10) (Эбель, h. l.): «Алтай. Между Быстрянской и Чергачаком, крутой южный склон, 6 VI 1911, П. Крылов, Б. Шишкин».

Имеются также 6 синтипов.

8. *A. sergievskajae* Krasnob. 1975, Бот. журн. 60, 5:664 (=*Stevenia sergievskajae* (Krasnob.) R. Kam. et Gubanov).

Isotypi (2): «Тувинская АССР, нагорье Сангилен, верх. р. Балыктыг-Хем, выше устья р. Сольбельдер, выс. 2150 м над ур. м. Южный склон, щебнистые осыпи. 24 VII 1973, И. Красноборов, М. Сакович». (Holotypus NS!).

9. *A. szarabiacum* E. J. Nyárády, 1939, Bul. Grăd. Bot Cluj, 18, 1-4:97, tab. 5, fig. 12.

Holotypus et isotypus: «Семиреч. обл., Лепс. у., Тарбагатай, хребет верш. Сарабиик, альп. луг и тундра, 16 июня 1915 г., В. Сапожников, Т. Триполитова».

К гербарному листу подклеен оригинальный рисунок E. J. Nyárády (детали цветка).

10. *Arabis pachyrhiza* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1:144 (=*Rhammatophyllum pachyrhizum* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz).

Isolectotypus: «In lapidosis montis Bischtas, inter munimentum Ajagus et rivulum Donsyk jacentis. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1193»). (Lectotypus LE!).

11. *A. rupicola* Kryl. 1902, Тр. Петерб. бот. сада, 21 1:3, tab. 1, f. 1.

Holotypus cum isotypo: «Алтай. Долина р. Чуи меж. устьем р. Чеган-Узуна и Курайской степью, 28—30 VII 1901, П. Крылов».

12. *Berteroa macrocarpa* Ik.-Gal. 1936, Тр. Ин-та ботан. АН СССР, 1, 3:189 (=*Galitzkya macrocarpa* (Ik.-Gal.) V. Boczantzeva).

Paratypus: «Mongolia centralis. Гобийский Алтай, горы Дунду Сайхан, у скал, по склону горы, 17 VIII 1931, N. et V. Ikonnikov-Galitzky. Iter mongolicum quartum». (Holotypus LE!).

13. *Cakile euxina* Pobed. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15:71.

Isotypus: «Украинская ССР, Черноморское побережье, г. Скадовск, на прибрежном песке в черте города, 15 VIII 1947, Е. Победимова» («Герб. фл. СССР № 3705»). (Holotypus LE!).

14. *C. lapponica* Pobed. 1959, Бот мат. (Ленинград), 19:44.

Isotypus: «Мурманская обл., Рыбачий п-ов, губа Лауш, по приморским песчаным дюнам, 15 VIII 1956, Е. Победимова, О. Станищева и И. Дроздова» («Герб. фл. СССР № 4573»). (Holotypus LE!).

15. *Chorispora songorica* Schrenk, 1842, in Fisch. et Mey. Enum. Pl.: 57.

Syntypus: «Songaria. In montibus Alatau. 20 VI 1840. Exp. A. G. Schrenk». (Lectotypus LE!).

16. *Cochlearia polonica* E. Fröhlich, 1936, Pl. Polon. Exsicc., ser. 2, Cent. 3:11.

Isotypus: «Palat. Kielce, distr. Olkusz: ad fontes flum. Biala in margine merid.-orient. arenarum „Pustynia Bledowska" occid. versus a pago Klucze. 20 VI 1932; 3 V 1933; 2 V 1936. lg. K. Piech, Exc. Inst. Bot. U. J. et E. Fröhlich» («Plantae Poloniae Exsiccatae № 228»). (Holotypus KRA (Победимова, 1970)).

На этикетке изданных под № 228 эксикатных образцов *C. polonica*, один из которых является голотипом, указаны 3 разные даты. Е. Г. Победимова (1970) пишет об этом виде: «Фрёлих типом своего вида считает эксикатный образец, изданный им под № 228, только на нем он ставит „n. sp." и приводит дифференциальные диагнозы *C. pyrenaica* DC. и *C. tatrae* Borb. Все остальные образцы № 228 являются изотипами». В протологе данного вида указаны именно **три разные даты**: по крайней мере очевидно, что типовые экземпляры были изданы как эксикаты («Plantae Polonicae Exsiccatae» — название издания, в котором описан вид) и наш экземпляр, являющийся одним из них, снабжен не просто этикеткой, а именно первоописанием со всеми относящимися к нему элементами (включая и эти три даты!). Таким образом, типовые экземпляры, послужившие для описания *Cochlearia polonica*, были собраны в одном и том же местонахождении («locus classicus»), но в разное время. Затем все эти экземпляры, по-видимому, были использованы в качестве эксикат; при этом была составлена «общая» этикетка с перечислением всех трех дат сбора. Поэтому оставляю в статье этот вид без изменений.

17. *Cryptospora falcata* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1:161.

Isolectotypus: «In arenosis Songoriae ad fl. Lepsa. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1249»). (Lectotypus LE!).

18. *Draba czuense* Revuschkin et A. L. Ebel, 1998, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та 90:4.

Holotypus cum isotypo: «Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Сайлюгем, в 10 км к югу от пос. Жана-Аул, выс. 2300 м над ур. м., северо-западный пологий склон, высокогорная степь, мезопонижение. 12 VIII 1995, А. Ревушкин, А. Пяк, А. Эбель».

Имеются также 9 паратипов.

19. *D. eriopoda* Turcz. ex Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1:154.

Syntypus: «Dahuria 1832. Leg. celeberr. Turczaninow». (Lectotypus LE!).

На гербарном листе имеется пометка: «Vidi N. Busch».

20. *D. katunica* N. Busch, 1918, Bull. Acad. Sci. Petersb. 15:1633.

Lectotypus (Положий, 1989): «Алтай. Сев. Котанда. Берега Катуни, 26 мая 1897, В. Сапожников».

Syntypus: «Алтай. Верховье р. Катуни, 26 июля 1897, В. Сапожников».

21. *D. sapozhnikovii* A. L. Ebel, 1998, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 90 : 5.

Holotypus cum isotypo: «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., верх. р. Тюте, альпийский пояс, выс. 2800 м над ур. м., каменистый берег ручья, 20 VII 1993, А. Эбель, И. Волков».

Имеются также 3 паратипа.

22. *Ermania saposhnikovii* A. Vassil. 1969, Бот. мат. Герб. Ин-та ботан. АН КазССР, 6 : 24 (=*Oreoblastus saposhnikovii* (A. Vassil.) Czer.).

Holotypus: «Семиреч. обл., Пржев. у., ледник Джангарт, морены, 31 VII 1913, Б. Шишкин».

23. *Erysimum babadagense* Prima, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 156, рис. 1, 2.

Paratypus: «Восточный Кавказ, Азербайджанская ССР, верховья р. Вельвеличай (в 5—6 км от вершины горы Бабадаг), на каменистых и щебнистых склонах, 3100 м над ур. м., 6 VI 1970, fl., 20 VII 1971, fr. В. Прима» («Герб. фл. СССР № 6111»). (Holotypus LE!).

24. *E. subnivale* Prima, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 157, рис. 3, 4.

Paratypus: «Восточный Кавказ, Чечено-Ингушская АССР, верховья р. Тюалой (приток р. Аргун) вблизи перевала Тебуло, у снежника, на щебнистых местах, 3100—3150 м над ур. м., 30 VIII 1971, В. Прима, М. Умаров» («Герб. фл. СССР № 6112»). (Holotypus LE!).

25. *E. violascens* M. Pop. 1925, Sched. Herb. Fl. As. Med. 4 : N 91.

Isotypus: «Prov. Samarkand; distr. Chodshent. Montes Mogol-tau. I. Ad declivia saxosa in valle Utsch-bach. 6 V 1924, fl.; II. Ad declivia saxosa in cacumine Bars. 18 VI 1923, fr. submat. Leg. Popov et Vvedensky» («Herb. Fl. As. Med. № 91»). (Holotypus LE!).

26. *Farsetia spathulata* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Mosc. 15, 1 : 149 (=*Pterygostemon spathulatus* (Kar. et Kir.) V. Boczantzeva).

Isolectotypus: «Id rupestribus Songoriae ad fontem Tschingildy inter fluvios Ajagus et Lepsa, leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1201»). (Lectotypus LE!).

27. *Goldbachia ikonnikovii* Vass. 1936, Тр. Ин-та ботан. АН СССР, сер. 1, 2 : 151.

Isolectotypi (2): «Mongolia centralis. Гобийский Алтай, г. Баин боро нуру. На скалистом склоне, в одной из падей к сев. от колодца Хошо усу. 10 X 1931. N. et V. Ikonnikov-Galitzky. Iter mongolicum quartum» («Иконниковы-Галицкие Н. П. и В. А. Ботанический отряд Монгольской экспедиции Академии Наук. 1931 г. № 4525»). (Lectotypus LE!).

28. *Isatis maxima* N. Pavl. 1952, Вестн. АН КазССР, 5 : 88, рис. 27.

Isotypus: «КазССР, Джамб. обл., Прибалхашье, песчаная степь у ст. Карасай, 3 VI 1951. Собр. и опр. Н. В. Павлов» («Н. В. Павлов. Растения Чу-Илийских гор и северо-западного Прибалхашья. Экспедиция 1951 г. № 445»). (Holotypus AA).

29. *Lepidium deserti* N. Pavl. 1952, Вестн. АН КазССР, 5 : 86.

Isotypus: «КазССР, Караганд. обл., Прибалхашье, в пустынной степи около залива Сар-чаган, 29 V 1951 г. Собр. и опр. Н. В. Павлов» («Н. В. Павлов. Растения Чу-Илийских гор и северо-западного Прибалхашья. Экспедиция 1951 г. № 385»). (Holotypus AA).

30. *L. eremophilum* Schrenk, 1844, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 2 : 199.

Isolectotypus: «Songaria. In d[un?]tis ad fl. Tersakan. V 1842. Exp. A. G. Schrenk». (Lectotypus LE!).

31. *L. soongoricum* Schrenk, 1841, in Fisch. et Mey. Enum. Pl. 1:98.
Syntypus: «Songaria. In ripis fl. Tokran. 9 V 1840. Exp. A. G. Schrenk».

32. *L. subcordatum* Botsch. et Vved. 1941, Бот. мат. Герб. Бот. ин-та Узбек. фил. АН СССР, 3:12.
Paratypus: «Узбекская ССР, Кызылкум, в трещинах скал, на известковых и гипсированных холмах к западу к кол. Торт-Кудук, В. Бочанцев, 29 IV 1937» («Герб. фл. СССР № 6254»). (Holotypus TAK).

33. *Malcolmia spryginioides* Botsch. et Vved., 1952 Бот. мат. (Ташкент), 13:12 (=*Strigosella spryginioides* (Botsch et Vved.) Botsch.).
Isotypi (2): «Узбекская ССР, краснопесчаниковые склоны ущелья Сурхи около кишл. Сина в предгорьях гор Чульбаир. 4 VI 1930. Н. Никифорова, М. Попов» («Герб. фл. СССР № 6404»). (Holotypus TAK).

34. *M. turkestanica* Litv. 1990, in Schedae ad Herb. Fl. Ross. 4 : N 1005 (=*Strigosella turkestanica* (Litv.) Botsch.).
Isotypus: «Туркестан. Ферганская обл., Ошск. у. На степи между Ходжеватом и Ошем. 17 мая 1990. Д. Литвинов, В. Траншель» («Герб. Русск. флоры № 1005»). (Holotypus LE!).

35. *Megadenia bardunovii* M. Pop. 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16:13.
Isotypus: «Бурят-Монгольская АССР, Восточные Саяны, Тункинская долина, против с. Туран, на левом берегу долины р. Иркута, по руслу горного ручья, на известняковой мокрой каменистой почве, ок. 1000 м над ур. м. М. Попов, Л. Бардунов. 27 VII 1953» («Герб. фл. СССР № 3819»). (Holotypus LE!).

Дата, по-видимому, указана неправильно: согласно М. Г. Попову (1954), 27 VII 1953 мегадению собрал впервые Л. В. Бардунов, а 20 VIII 1953 Попов и Бардунов сделали повторные сборы в том же самом месте для «Гербария флоры СССР».

36. *Moriera transhyrcana* Czerniak, 1930, Fedde Repert. 27:270 (=*Aethionema transhyrcanum* (Czerniak.) N. Busch).
Syntypus: «Закасп. обл., Асхабад. у., горы Копет-даг, вост. склон г. Душан, осыпи. 19 IV 1912. В. И. Липский» («Гербарий Переселенческого Управления. Липский В. И. Экспедиция в Закаспийскую обл. 1912 г.»). (Lectotypus LE!).

37. *Pachypteris multicaulis* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1:159 (=*Pachypterigium multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge).
Isolectotypus: «In salsis Songoriae ad rivulum Ai, inter fl. Ajagus et Lepsa. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1260»). (Lectotypus LE!).

38. *Parrya albida* M. Pop. ex P. Baranov, 1925, Journ. Turkest. Branch. Russ. Geogr. Soc. 17:26, tab. 2 (=*Achoriphragma albidum* (M. Pop. ex P. Baranov) Soják).
Isotypus: «Prov. Syr-Darja; distr. Taschkent. Mons Tschimgan Major, in rupibus et ad declivia saxosa ad 2700 m. s. m. 22 VIII 1924, fl. et fr. Leg. Baranov» («Herb. Fl. As. Med. № 97»). (Holotypus TAK).

39. *P. saposhnikovii* A. Vassil. 1969, Бот. мат. Герб. Ин-та ботан. АН КазССР, 6:19 (=*Achoriphragma saposhnikovii* (A. Vassil.) Soják).
Holotypus et isotypus: «Семиреч. обл. Пржев. у. Р. Каинды против устья Карабели. Каменистое ущелье. 5 авг. 1912 г. В. Сапожников и Б. Шишкин».
Paratypi (3): «Семиреч. обл. Пржев. у. Р. Джангарт, низ. Каменистый склон. 31 июля 1913 г. Б. Шишкин».

Один из паратипов подписан так: «*Braya saposhnikovii* A. Vassil. sp. nova. Teste A. N. Vassiljeva. 1 IV 1967», на всех остальных типовых экземплярах: «*Parrya saposhnikovii* A. Vassil. Teste A. N. Vassiljeva. 30 III 1967».

40. *P. stenocarpa* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 147 (=*Achoriphragma stenocarpum* (Kar. et Kir.) Soják).

Isolectotypus: «1197. In rupibus montium Alatau inter fl. Baskan et Sarchan. 1199. In glareosis summarum alpium Alatau ad fontes fl. Sarchan. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1197 и 1199»). (Lectotypus LE!).

41. *Rorippa dogadoviae* Tzvel. 1957, Бот мат. (Ленинград), 18 : 98.

Isotypus: «Казахская ССР, Павлодарская обл., на песчаных отмелях р. Иртыша у г. Павлодара, 8 VII 1955; А. Догадова, Н. Цвелев» («Герб. фл. СССР № 4115»). (Holotypus LE!).

42. *Sisymbrium brevipes* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 154 (=*Neotorularia brevipes* (Kar. et Kir.) Hedge et J. Léonard).

Isolectotypus: «In arenosis sterilibus deserti Soongoro-Kirghisici prope Ajagus. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1840» («Джунгарские растения... № 96»). (Lectotypus LE!).

43. *S. flavissimum* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 3 : 382. (=*Sophiopsis flavissima* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz).

Isolectotypus: «In rupestribus montium Tarbagatai ad torrentes Dschanybek et Terekty. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1840» («Джунгарские растения... № 95»). (Lectotypus LE!).

На этикетке написано: «*Smelowskia flavissima* Kar. et Kir.».

44. *Spirorhynchus sabulosus* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat Moscou, 15, 1 : 160.

Isolectotypus: «In collibus sabulosis Songoriae inter fontem Sassykpastau et montes Arganaty. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1262»). (Lectotypus LE!).

45. *Stroganovia brachyota* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 3 : 387.

Isolectotypus: [«In montosis deserti Soongoro-Kirghisici prope Ajagus. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1840»] («Джунгарские растения... № 124»). (Lectotypus LE!).

46. *S. intermedia* Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 1 : 162.

Isolectotypus: «In montosis apricis Alatau inter fluvios Baskan et Sarchan. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1841» («Джунгарские растения... № 1263»). (Lectotypus LE!).

47. *S. sagittata* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 3 : 387.

Isolectotypus: [«In arenosis ad radicem montium Tarbagatai praesertim ad torrentes Dschany-bek et Terekty frequens. Leg. Karelin et Kiriloff a. 1840»] («Джунгарские растения... № 123»). (Lectotypus LE!).

48. *Stroganovia saravschanica* Bulgakova, 1982, Бот мат. (Ташкент), 20 : 78.

Isotypus: «Узбекская ССР, Зеравшанский хр., западная оконечность, северо-западный склон выше кишл. Сарыколь, на высоте около 1000 м над ур. м., окр. перевала Тилля-Тикан, 13 VI 1980; Л. Булгакова» («Герб. фл. СССР № 6405»). (Holotypus TAK).

49. *Stubendorffia orientalis* Schrenk, 1845, in Fisch. et Mey. Diagn Pl. Nov. in Bull. Acad. Sci. Pétersb. 3 : 309.

Syntypus: «Songaria. In montibus Chantau. 27 VI 1843. Exp. A. G. Schrenk».

50. *Torularia sergievskiana* Polozhij, 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 210 (=*Dimorphostemon sergievskiana* (Polozhij) Ovczinnikova).

Holotypus cum isotypis (2): «Тувинская АССР. Тес-Хемский р-н. Окр. с. Шурмак, галечник в долине р. Сон. 10 VI 1971. Ю. Суров».

Один из изотипов подписан так: «*Torularia glandulosa* (Kar. et Kir.) Vass. var. *macrantha* Polozh.».

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-15-97973).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Род *Stroganowia* Kar. et Kir. // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 72—81.

Буш Н. А. и др. Крестоцветные — *Cruciferae* // Флора СССР. М., Л., 1939. Т. 8. С. 28—606.

Голоскоков В. П. Гербарий типов растений Казахстана // Бот. мат. Герб Ин-та ботаники АН КазССР. 1963. Вып. 1. С. 4—67.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW). М., 1993. 160 с.

Победимова Е. Г. Обзор рода *Cochlearia* L., 2 // Новости сист. высш. раст. 1970. Т. 7. С. 167—195.

Положий А. В. Гербарий им. П. Н. Крылова в Томском университете (к 100-летию со времени основания). Томск, 1986. 88 с.

Положий А. В., Балашова В. Ф. Типы таксонов в гербарии им. П. Н. Крылова. Томск, 1989. 48 с.

Попов М. Г. Два новых для флоры СССР рода покрытосеменных растений — *Mannagettaea* H. Smith (*Orobanchaceae*) и *Megadenia* Max. (*Cruciferae*) // Бот. мат. Герб. БИН АН СССР. 1954. Т. 16. С. 3—15.

Черепанов С. К. Перечень новых таксонов флоры Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Новости сист. высш. раст. 1967. Т. 4. С. 7—142.

Эбель А. Л. Список Крестоцветных (*Brassicaceae*) Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. статей. Вып. 3 / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 1997. С. 32—38.

Nyárády E. J. Synopsis specierum, variationum et formarum sectionis *Odontarrhenae* generis *Alyssum* // Anal. Acad. Române. 1949. Ser. A. Mem 3. P. 1.

Томский государственный университет
E-mail: alex@flora.tsu.tomsk.su

Получено 28 IV 1998

SUMMARY

The list of type specimens of *Brassicaceae* taxa from the Herbarium of Tomsk State University (Krylov Herbarium, TK) is given. The priority name and primary source, the name currently accepted, the original herbarium label and category of the type for 49 species from 28 genera are established. The largest genera cited in the list are: *Alyssum* (8 species), *Draba* (4), *Lepidium* (4), *Stroganowia* (4), *Achoriphragma* (3), *Erysimum* (3).

УДК 582.532 : 581.52 (407.324)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© Е. В. Печенюк

POTAMOGETON SARMATICUS (*POTAMOGETONACEAE*) В ХОПЕРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

E. V. PECHENYUK. *POTAMOGETON SARMATICUS* (*POTAMOGETONACEAE*) IN KHOPYORSKY STATE NATURE RESERVE

Приведены данные о новых местонахождениях *Potamogeton sarmaticus* в Хоперском заповеднике. В условиях поймы Хопра рдест сарматский — столонообразующий, клубневой, явнополицентрический, раннелетний, довольно редко цветущий вегетативный однолетник, S-стратег, приспособленный к рано обсыхающим местообитаниям мелководных водоемов, болот и пойменных лугов; не такой редкий вид, как считалось первоначально.

Ключевые слова: *Potamogeton*, Хоперский заповедник, биология.

Рдест сарматский *Potamogeton sarmaticus* Mäemets описан А. А. Мяэметс (1979 а, б) как обитатель болот, мелководных озер и мелких солоноватых водоемов степной

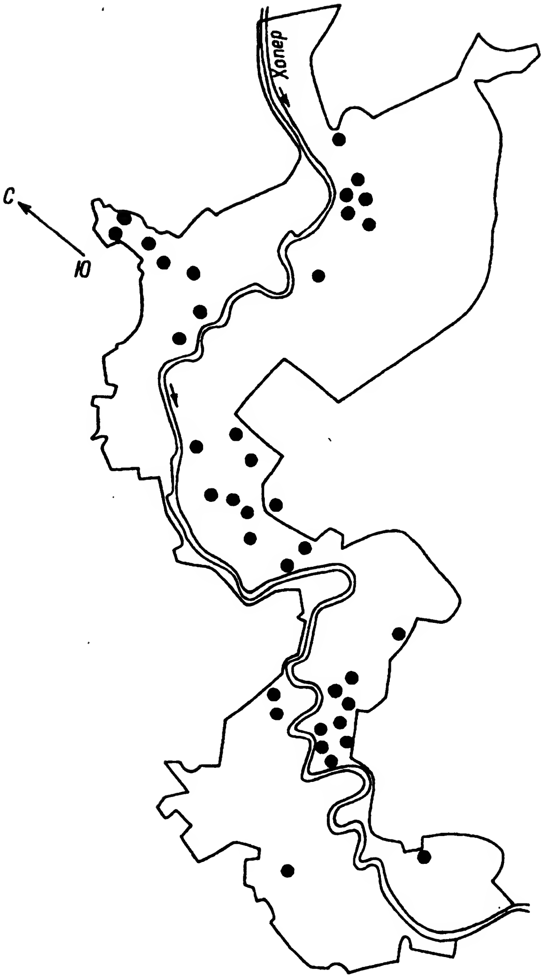


Рис. 1. Распространение *Potamogeton sarmaticus* по территории Хоперского государственного заповедника.

зоны от Херсонской обл. на западе и Тамбовской на севере до северного и юго-восточного Казахстана на востоке. Этот вид редко встречается в лесостепной и степной зонах Украины (Дубина, Чорна, 1984), указан для Татарии (Лисицына и др., 1993), для юга России (Дубына, Шеляг-Сосонко, 1989; Клинкова, 1991; Макрофиты... 1993). По общему распространению это восточноевропейско-западноазиатский вид.

В Воронежской обл. *P. sarmaticus* был впервые обнаружен в Хоперском заповеднике Н. Н. Цвелевым в 1980 и 1983 гг., нами — в 1982 г.; всего 3 местонахождения в небольших, пересыхающих водоемах поймы Хопра (Цвелев, 1988). С 1985 по 1994 г. нами были проведены специальные поиски этого вида и найдены еще 34 местонахождения в Хоперском заповеднике (рис. 1) и два местонахождения за его пределами: одно — в правобережной пойме Хопра выше по течению от заповедника, примерно в 1 км к северу от с. Рождественское Поворинского р-на (27 VI 1990, Е. Печенюк); второе — в пойме реки Савалы в 5 км к юго-западу от г. Новохоперска, не доезжая до с. Пыховка Новохоперского р-на Воронежской обл. (9 VI 1987, Е. Печенюк). Мы обследовали водоемы, болота, переувлажненные низины второй песчаной надпойменной террасы левобережья Хопра и переувлажненные местообитания высокого правобережья Хопра и его притоков в окрестностях заповедника, но

P. sarmaticus во внепойменных ландшафтах не был обнаружен. Вероятны новые находки этого вида в пойменных низинах рек Савалы, Хопра, Вороны и Елани на северо-востоке Воронежской обл., где большие площади заняты сообществами *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. и лугами низкого уровня. В Хоперском заповеднике основными местообитаниями рдеста сарматского (24 местонахождения из известных 37) являются малые пойменные водоемы и пересыхающие низины, зарастающие *Glyceria maxima*, где *Potamogeton sarmaticus* образует большие заросли (площадью до 1000 м^2 и более) с высоким проективным покрытием. Гораздо реже и в небольшом количестве *P. sarmaticus* встречается в низинах, занятых ивняками (*Salix triandra* L., *S. cinerea* L.) — 3 местонахождения, и на лугах низкого уровня, где он развивается только в самые многоводные годы с длительным затоплением поймы, но занимает большие площади, — 4 местонахождения. Еще 4 местонахождения с небольшим обилием вида отмечены в низинах с разреженными группировками гигрофитов и гелофитов; 2 (найдены единичные особи *Potamogeton sarmaticus*) — на дорогах в пойме. Последние местообитания — в затопленных колеях дорог — нельзя считать случайными: мы находили *P. sarmaticus* на одном и том же участке дороги с перерывами в несколько лет в годы с высоким уровнем затопления поймы; сухие годы он переживал в состоянии покоя: в грунте сохраняются его клубни.

В пойме Хопра *P. sarmaticus* чаще всего встречается на глубине 10—30 см в низкорослой форме, в состоянии вегетации с развитыми плавающими и погруженными листьями. Длина его ассимилирующих побегов не превышает 30 см, а чаще достигает лишь 10—13 см и включает 5—8 метамеров. Длина междоузлий в верхней части побега составляет в среднем 0.4 см (0.2—0.5 см) (число промеров *n* = 27), в нижней части — 3.6 см (2.0—5.7 см) (*n* = 15). В условиях малой глубины на побегах развиваются несколько погруженных листьев 8.5 (5.0—12.7) см дл., 1.8 (0.7—3.4) см шир. (*n* = 50) и розеткообразно сближенные, более широкие, кожистые, непрозрачные или малопрозрачные плавающие листья 8.1 см дл. (4.0—12.2 см) и 3.5 см шир. (1.5—5.6 см) (*n* = 150), что несколько превышает размеры листьев, указанные Мяэметс (1979 а). Общая длина ортотропных ассимилирующих побегов особи, показанной на рис. 2, *А*, составляет 81 см, на всех побегах имелось 42 листа.

P. sarmaticus образует крупную систему плагиотропных побегов, которые все исследователи называют корневищем, но в условиях пересыхающих местообитаний, где вид полностью отмирает в конце вегетационного сезона и переживает засушливые годы в состоянии клубней, развиваясь далеко не ежегодно, плагиотропные побеги правильнее считать столонами. Общая длина системы столонов особи на рис. 2, *А* — 166 см. Длина междоузлий столонов в среднем 5.8 см (2.2—9.3 см) (*n* = 38), диаметр столонов 2.4 мм (1.6—3.1 мм). Размеры подземной части растения значительно превышают надземную, отношение длины ортотропных побегов к плагиотропным на местообитании с глубиной 10 см — 0.49. Из верхушечных почек столонов к концу июня сформировались 3 клубня 6.0, 8.1 и 9 мм дл. и соответственно 4.9, 3.7 и 5.6 мм в диам.; продолжался рост новых столонов, на которых еще не начались развитие клубней и рост новых ортотропных побегов.

В годы высокого и длительного затопления поймы на местообитаниях, где уровень воды в июне составлял 40—50 см над уровнем грунта, мы наблюдали цветение и плодоношение *P. sarmaticus*, которое в условиях поймы Хопра происходит редко в отличие от массового цветения и плодоношения в более южных условиях Волгоградской обл. (Клинкова, 1991). На высоко обводненных местообитаниях длина побегов рдеста сарматского достигает 54 см. В целом для особи на рис. 2, *Б* длина побегов в сумме составила 215 см, на всей совокупности ортотропных побегов имелось 96 листьев. Длина междоузлий побегов изменялась от 0.4 см (0.2—0.9 см) (*n* = 9) в верхней части до 8.5 см (5.0—11.0 см) (*n* = 5) внизу побега; диаметр побега — 1.5—2.5 мм, диаметр самого первого от клубня междоузлия 0.9 мм. Нижние листья наиболее узкие, ланцетные, 8.2 см (4.5—10.7 см) дл., 1.3 см (0.5—2.3 см) шир. (*n* = 6); листья срединной формации и верхние листья имеют в среднем 8.9 см (6.5—13.0 см) дл., 3.3 см (2.0—4.0 см) шир. (*n* = 35), плавающие листья не развиваются.

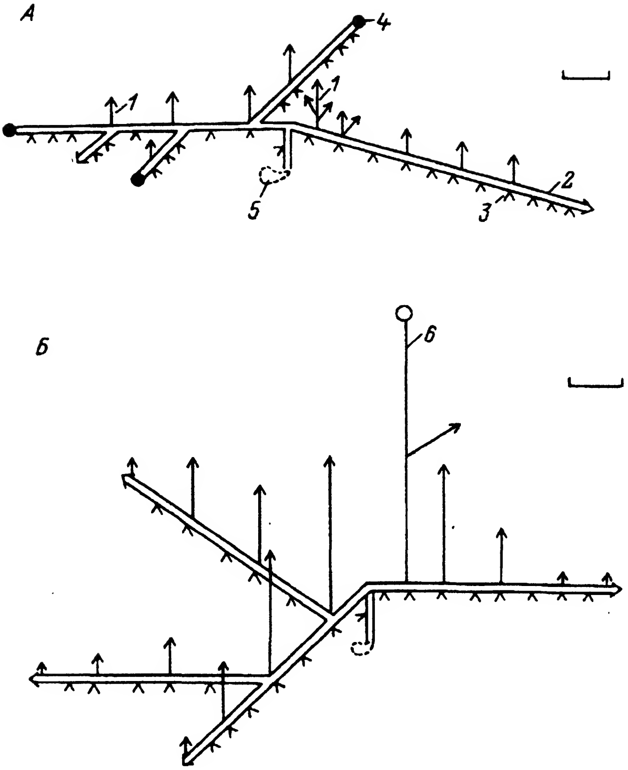


Рис. 2. Схема побеговой системы *Potamogeton sarmaticus* на местообитаниях глубиной 10 см (*А*) и 50 см (*Б*).

1 — вегетативный побег, *2* — столон, *3* — корни, *4* — сформированный клубень, *5* — отмерший клубень, *6* — генеративный побег. Масштабная линейка — 10 см.

Все осмотренные нами образцы имели вегетативное происхождение из клубней (клубни до 13.9 мм дл., до 7 мм в диам.), сохранившихся в грунте на глубине более 10 см. Плагиотропные побеги начинали развиваться из 2—3-го от клубня узла; междоузлия столонов имели в среднем 6.8 см (2.0—11.5) дл. (*n* = 65) и 2.0 мм (1.4—3.0 мм) в диам. Придаточные корни, растущие из каждого узла плагиотропных побегов, достигали длины 6.0—10.0 см. Длина всей системы столонов особи, представленной на рис. 2, *Б*, составляет 191 см. На глубоководных участках развитие системы ортотропных побегов превышает развитие плагиотропных: отношение общей длины наземных побегов особи на рис. 2, *Б* к длине подземных — 1.13. В фазу цветения в середине июня (17 VI 1998 г.) перешли только самые развитые побеги, несущие 23—37 листьев. Цветонос достигает в среднем 7.2 см (5.0—10.6 см) дл. (*n* = 18), 3.1 мм (2.0—5.0 мм) в диам., длина соцветий 3.4 см (2.1—5.2 см). Во 2-й декаде июня на глубоководных местообитаниях у всех просмотренных особей продолжался рост ортотропных и плагиотропных побегов, формирование клубней не начиналось.

Рдест сарматский образует высокое проективное покрытие (до 80—90 % в скоплениях) в сообществах с доминированием *Glyceria maxima* (проективное покрытие манника до 80 %) и лугах низкого уровня с доминированием в начале лета *Carex vulpina* L., *Ranunculus repens* L. и *Lysimachia nummularia* L., произрастая на разных местообитаниях: от обсыхающих в начале лета участков до участков, залитых в конце июня на 20—30 см (в годы, средние по обводненности поймы). Травостой сообществ густой, общее проективное покрытие достигает 95 %. Анализ структуры и видового состава сообществ с *Potamogeton sarmaticus* показал, что их флористический состав включает в себя 53 вида; в основном это луговые гигрофиты и мезофиты (25 видов, 47 %) и остальные гидрофиты: 10 видов гелофитов (19 %), 8 — плейстофитов (15 %), 9 видов — гидатофитов (19 %). В описаниях отмечено от 11 до 21 вида. Чаще всего в ценозах с рдестом сарматским встречаются *Glyceria maxima* и *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray (в 82 % случаев); *Sparganium erectum* L. (62 %), *Lemna trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid, *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Symphytum tanaicense* Stev. (54 %). Обычными видами (встречались более чем в 30 % случаев) были *Potamogeton lucens* L., *Utriculária vulgaris* L., *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *Scirpus lacustris* L., *Butomus umbellatus* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Carex vulpina* L., *Galium palustre* L., *Stachys palustris* L. В отдельных сообществах высокое проективное покрытие образовывали кроме манника большого ряска тройчатая (до 80 %), рдест блестящий (до 40 %), ежеголовник прямой (до 12 %), осока лисья (до 10 %). Из редких для Хоперского заповедника видов вместе с рдестом сарматским довольно обычен (встречен в 45 % случаев) *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, обнаружены *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg., *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit., *Elatine alsinastrum* L. Ни разу *Potamogeton sarmaticus* в Хоперском заповеднике не встречался на глубине 100 см и с присутствием в ценозах *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., как это указано для Украины (Дубина, Чорна, 1984; Макрофиты..., 1993). В манниковых низинах Хоперского заповедника на глубине более 50 см рдест сарматский замещается рдестом блестящим.

Potamogeton sarmaticus распределяется по площади контагиозно, образуя скопления до 80—100 см в диам., проективное покрытие вида в пятнах достигает 80—90 %, в промежутках между скоплениями проективное покрытие снижается до 3—5 %.

Развитие рдеста сарматского начинается во время половодья и к концу мая, когда глубина на его местообитаниях составляет около 40 см, первые побеги уже достигают поверхности воды и начинают формировать плавающие листья. В годы, средние по обводнению, при прогрессирующем обсыхании местообитаний, в начале июня, начинают отмирать погруженные листья, формируются клубни и при полном обсыхании сообщества, в конце июня, рдест сарматский отмирает. В многоводные годы на высоко затопленных местообитаниях в середине июня начинается цветение, которое продолжается до пересыхания. Цветущие и плодоносящие особи с почти полностью отмершими нижними и срединными листьями мы находили в начале августа, последние находки рдеста сарматского в стадии отмирания приходятся на начало сентября.

Таким образом, *Potamogeton sarmaticus* в условиях поймы лесостепной реки оказался не таким редким видом, как считалось первоначально. Можно предположить, что он пропускался исследователями из-за неежегодного развития и быстрого отмирания при обсыхании местообитаний. По габитуальным и биологическим особенностям его можно считать явнополицентрическим, столонообразующим, клубневым, вегетативным однолетником; по фенологическому развитию — раннелетним, довольно редко цветущим видом, приспособленным к рано обсыхающим местообитаниям мелководных водоемов, пойменных болот и лугов низкого уровня. Следует согласиться с отнесением рдеста сарматского к S-стратегам (Макрофиты..., 1993).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дубина Д. В., Чорна Г. А. Види роду *Potamogeton* L. в водній флорі долини Сіверського Дінця // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 14. С. 22—28.

Дубина Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Плавни Причерноморья. Киев, 1989. 269 с.

Клинкова Г. Ю. Материалы к флоре водоемов Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 3. С. 88—96.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. СПб., 1993. 220 с.

Макрофиты: индикаторы изменений природной среды. Киев, 1993. 434 с.

Мяэметс А. А. Новый вид рдеста (*Potamogeton* L.) из степной зоны СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1979а. Вып. 15. С. 4—9.

Мяэметс А. А. Род рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979б. Т. 4. С. 176—192.

Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 190 с.

Хоперский государственный
природный заповедник
Воронежская область

Получено 29 I 1998

SUMMARY

34 new locations of *Potamogeton sarmaticus* Maemets in flood-plains shallow pools and fens of Khopyorsky state nature reserve, one new location in flood-plane of river Khoper outside of reserve and one in flood-plains fen of river Savala was found. The morphology, role in communities, seasonal development of this rare species are reported.

УДК 581.14:581.524.3:582.572.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© Е. А. Чубарь

TAXUS CUSPIDATA (*TAXACEAE*) НА ОСТРОВАХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

E. A. TCHUBAR. *TAXUS CUSPIDATA* (*TAXACEAE*) ON THE ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVE (PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN)

Рассмотрены особенности биологии и морфологии, возрастная структура и фитоценотическое поведение тиса остроконечного на островах Дальневосточного государственного морского заповедника.

Ключевые слова: биология, морфология, *Taxus cuspidata*.

Тис остроконечный *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. — один из наиболее редких и малочисленных древесных видов на Дальнем Востоке, относится к реликтам третичного периода и находится под охраной (Красная..., 1975, 1988; Харкевич, Качура, 1981). Условия произрастания, фитоценотические особенности и состояние популяций тиса в разных частях его ареала довольно подробно освещены в литературе (Колесников, 1935; Кабанов, 1936, 1946, 1977; Соловьев, 1937; Куренцова, 1964, 1969, 1978; Васильев и др., 1969; Абросимов, Васильев, 1982; Присяжнюк, 1986). Проводились специальные морфолого-анатомические исследования хвои и древесины тиса (Ворошилова, 1978), а также фенологические наблюдения за его посадками в г. Хабаровске в дендрарии Дальневосточного НИИ лесного хозяйства (ДальНИИЛХ) (Сенчукова, 1960). В некоторых работах наряду с таксационной и ценотической характеристикой насаждений с участием тиса отмечается его способность образовывать в экстремальных условиях стланцевую и кустарниковую формы (Колесников, 1935; Манько, 1967; Нечаев, 1967; Куренцова, 1968). Вместе с тем остались слабо изученными вопросы, касающиеся биологии и возрастного развития этого вида. В частности, неоднозначно мнение о характере распространения и прорастания семян, недостаточно изучены особенности ранних этапов онтогенеза и формирования скелетных осей и корневой системы, а также факторы, влияющие на их развитие. В отечественной литературе практически отсутствуют сведения о половой структуре природных популяций *T. cuspidata*. Всем этим слабо изученным вопросам и посвящена данная работа.

В задачи ее входят освещение некоторых вопросов онтогенеза и морфогенеза, возрастной структуры, сезонного развития, характера распространения и фитоценотической приуроченности островных популяций *T. cuspidata* на территории Дальневосточного морского заповедника.

Материал и методика

Изучение ценопопуляций *Taxus cuspidata* проводили в вегетационные сезоны 1983, 1987, 1990—1996 гг. Самые ранние наблюдения начинали 26 марта, последние — 1 ноября. Пространственное размещение растений изучали методом картирования особей на пробных площадях 100 × 100 м с помощью планшетов из миллиметровой бумаги. Общую численность особей устанавливали при сплошном пересчете. Для маркировки подроста применяли белые пластиковые бирки, а у взрослых деревьев — краску. Женские и мужские растения различали цветными бирками. Проростки, молодые сеянцы и почки фиксировали в 70 %-ном спирте и препарировали в условиях стационара. Рисунки делали с живых и фиксированных растений, гербарных образцов, фотографий. При определении возрастных состояний использовали литературные данные по морфогенезу хвойных растений (Серебряков, 1962).

Фитоценотическое поведение и возрастная структура

В Дальневосточном морском заповеднике *T. cuspidata* распространен на всех островах архипелага Римского-Корсакова: Большом Пелисе, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Матвеева, Стенина. Архипелаг входит в состав Восточного участка заповедника, при этом общая площадь островов не превышает 670 га.

Можно выделить несколько типов местообитаний, связанных с распространением тиса на островах. Чаще всего это выпуклые каменистые участки склонов островных хребтов северной, южной и западной экспозиций, крутые скалистые морские обрывы с восточной наветренной стороны, скалы и крупноглыбовые россыпи на гребнях и вершинах хребтов. На выпуклых склонах и гребнях развиты маломощные, сильно скелетные бурые горно-лесные почвы, часто с выходом на поверхность скальных пород. На морских обрывах и среди каменистых россыпей почвы слабо развитые, щебнисто-глинистые, фрагментарные, иногда почвы отсутствуют совсем. Реже тис растет у подножья морских террас за песчано-галечными прибрежными валами. Почвенный покров здесь более мощный, до 50 см глубиной, состоит из гумусированного песка. Под верхним песчаным слоем расположены валунно-галечные гранитные отложения.

Самостоятельных монодоминантных насаждений тис на островах заповедника не образует. Обычно он входит в виде незначительной примеси в состав липовых и чернопихтово-широколиственных лесов. Лишь на о-ве Гильдебрандта можно выделить самостоятельный 2-й ярус из тиса в клено-липняке папоротниковом. Здесь на пробной площади в 1100 м² насчитывается около 180 взрослых деревьев тиса. Подобные насаждения с заметно выраженной ролью *T. cuspidata* в сложении древесного яруса были описаны в Приморье лишь для о-ва Петрова в бухте Судзухе (Кабанов, 1936, 1946; Васильев и др., 1969).

Липовые леса наиболее широко распространены на островах заповедника (Галкина, Петелин, 1990; Нешатаев, 1990). Кроме основных лесообразующих пород (*Tilla amurensis*,[1] *Quercus mongolica*, *Carpinus cordata*, *Fraxinus rhynchophylla*) в их состав входит еще 25 видов деревьев, роль которых в сложении древостоя может меняться в зависимости от конкретной эколого-ценотической обстановки. Кустарниковый ярус средней густоты или разреженный, в него входят *Sambucus latipinna*, *Viburnum*

---

[1] Латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

sargentii, *Lonicera chrysantha*, *L. ruprechtiana*, *Philadelphus tenuifolius*, *Euonymus macroptera*, *E. maximowicziana*, *Berberis amurensis*, *Ribes mandshuricum*, *R. maximowiczianum*. Из внеярусных видов обычны *Actinidia arguta* и *Vitis amurensis*. Травяной покров разнотравно-папоротниковый, с проективным покрытием до 70 %. В его составе преобладают *Dryopteris goeringiana*, *D. crassirhizoma*, *Athyrium sinense*, *Matteuccia struthiopteris*. Из представителей разнотравья чаще всего встречаются *Cardamine leucantha*, *Urtica laetevirens*, *U. angustifolia*, *Rubia cordifolia*, *Lilium distichum*, *Smilacina hirta*, *Valeriana coreana*, *Arisaema amurense*, *Allium ochotense*, *Lamium barbatum*, *Maianthemum dilatatum*, обычны *Carex reventa*, *C. siderosticta*. В травяном покрове в липняках вместе с эфемероидами насчитывается 65 видов на 100 м^2.

В составе чернопихтово-широколиственных лесов тис встречается только на островах Большой Пелис и Стенина. На о-ве Большой Пелис произрастает всего 12 взрослых деревьев *Abies holophylla*, высота которых не превышает 10 м, а диаметр — 24 см. Кроны разреженные, в верхней части со слабо охвоенными или сухими голыми ветвями, ствол очищен от сучьев до высоты 4 м. На о-ве Стенина небольшой участок чернопихтарника площадью около 3 га занимает узкую полосу гребня островного хребта. Пихты отстоят друг от друга на 15—30 м. Высота их в среднем 19—22 м, диаметр стволов — 27—36 см, крона редкая, вершины и верхние ветви голые, сухие. Второй ярус в чернопихтарниках сложный, состоит из нескольких подъярусов, в сложении его участвуют свыше 12 древесных пород. Наиболее активное участие принимают *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *Acer tegmentosum*, *A. pseudosieboldianum*, *A. mono*. В третьем ярусе обычны граб и *Ulmus laciniata*. Кустарниковый ярус густой, многовидовой; кроме видов, обычных и для липовых насаждений, здесь растут *Deutzia glabrata*, *Rhododendron mucronulatum*, *Abelia coreana*. Травяной покров редкий, разнотравно-папоротниковый.

Общая численность тиса на островах заповедника немногим превышает 1000 особей. На о-ве Большой Пелис насчитывается 300 растений (50 взрослых деревьев и 250 экземпляров подроста), на о-ве Стенина — 446 (соответственно 66 и 380), на о-ве Матвеева — 26 (10 и 16), на о-ве Де-Ливрона — 18 (12 и 6), на о-ве Дурново — 48 (16 и 32), на о-ве Гильдебрандта — 210 (180 и 30).

В составе лесных насаждений тис растет как невысокое, сильноразветвленное дерево, с плоской или куполообразной, низко расположенной кроной. Средняя высота стволов — 4.9 м, диаметр — 18.3 см, радиус кроны — 2.17 м. Деревья, превышающие 12 м по высоте и 50 см по диаметру, единичны. На некоторых островах сохранились старые пни тиса более 1.5 м в диам. со следами спилов. Большинство стволов поражено гнилью. Характерно групповое распределение растений.

На морских обрывах и гребнях островных хребтов тис чаще растет одиночно в виде деревца кустовидно-уплощенной или флагообразно-простратной формы, с короткой (до 200 см выс.) главной осью. Нижние боковые ветки крупные, по толщине не уступают основной оси, отходят от основания ствола или немного выше. Крона у кустовидных деревьев широкораскидистая, плоская, густая, веточки плотно охвоены. У деревьев флагообразно-простратной формы при высоте основного ствола 45—65 см длина нижних боковых ветвей может достигать 6 м. Ветви на большем протяжении распростерты по субстрату, а на концах приподнимаются до 0.5—2.0 м выс. Веточки 2—3-го порядков с наветренной стороны короткие, голые. Крона редкая, разорванная.

На островах Большой Пелис и Дурново встречаются единичные семенные особи тиса кустарниковой формы, не имеющие выраженной главной оси или сохранившие ее в виде короткого (до 45 см выс.) засохшего или слабоохвоенного стебля. Скелетные части таких растений состоят из 1—4 растущих наклонно вверх веток-осей, отходящих от основания первичного побега или от укоренившейся нижней боковой ветки. Стволики достигают 2.5—4.0 м дл. и 4—10 см в диам. у основания. В плане такие кусты обычно имеют форму эллипса с максимальным радиусом до 4 м. Возраст осевых побегов у таких растений 8 и 12 см диам. (определенный по спилам сухих веток) оказался равным 65 и 120 годам соответственно.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика *Taxus cuspidata* на островах Дальневосточного государственного морского заповедника

Остров	Номер дерева	Высота, м		Охват ствола, см	Диаметр, см		Радиус кроны, м	Длина первого сука, м
		общая	основной оси		ствола на уровне груди	комля		
Стенина	1	5	4.5	—	16	28	1.2	1.8
	2	4.7	4.7	98	28	35	1.5	2.3
	3	1.9	1.65	—	22	25	1	0.5
	4	8.5	6.5	82	28	30	1.75	2
	5	5.8	4.5	101	40	45	3	2
	6	8.7	8	—	32	38	1.5	—
	7	6	5.5	90	27	28	2.4	2.5
	8	7	6.5	100	33	32	2	1.5
	9	5.8	5.3	175	46	48	2.5	2
	Среднее	5.93	5.24	107.67	30.22	34.33	1.87	1.83
Большой Пелис	1	2.5	2	41	13	14	1.4	2.5
	2	5.5	2.5	77.5	30	33	2.5	2.5
	3	3.5	3	27	8	9	1	2
	4	4.3	3.5	92.5	41	42	3.5	0.8
	5	4.8	2.5	62	19	28	3.5	1.5
	6	4.7	2	67	20	23	2.5	0.7
	7	4.5	2.5	92	32	37	3	0.8
	8	3.5—3.6	2.0—2.0	61.0—39.0	22.0—12.0	32	1.8	1.1
	9	2.3	1.8	44	15	18	1.2	0.3
	10	4.3	1.2	56	18	25	3	3
	Среднее	4.04	2.33	62.11	21.78	26.1	2.34	1.52
Гильдебрандта	1	3.5	3.5	—	22	24	2.5	0.9
	20	7	3.5	176	61	—	2.8	0.45
	43	4	3.5	52	15	17	2.5	1.1
	44	3.5	3.5	23	6.5	7.1	0.75	1.2
	45	4.2	3.2	—	12	14	1.5	2
	Без номера	4.3	4	35	10	11	2	0.7
	То же	5.8	5.7	42	13	15.1	1.5	1.2
	» »	3.8	3	42	14	16	2.5	0.7
	» »	3	2.8	35	11	13	2.5	0.4
	» »	7.5	3.5	112	32	36	4.5	0.5
	Среднее	4.66	3.62	64.63	19.65	17.02	2.31	0.92

На всех островах нередки растения стланцевой формы, представляющие собой куртину, состоящую из нескольких укоренившихся плагиотропно-ортотропных побегов, связанных единой корневой системой. Первичный побег у таких растений, как правило, сохраняется и имеет наибольшие размеры. Иногда лидирующая роль переходит к ортотропному побегу второго порядка. У взрослых особей горизонтальные участки 1.0—1.5 м, а вертикальные — 1.0—2.5 м дл., диаметр куртин 2—4 м. Интересно отметить, что кустарниковая и стланцевая формы тиса, обычные для экстремальных условий местообитания (Колесников, 1935; Манько, 1967; Нечаев, 1967; Куренцова, 1969), встречаются на островах Большой Пелис и Дурново не только на открытых наветренных северо- и юго-восточных склонах хребтов, но и на закрытых от ветра участках у подножья террас под пологом леса.

ТАБЛИЦА 2

Распределение *Taxus cuspidata* по ступеням толщины на островах Дальневосточного государственного морского заповедника, шт.

Ступень толщины, см	Острова					
	Большой Пелис	Стенина	Матвеева	Дурново	Де-Ливрона	Гильде-брандта
8	7	11	5	1	5	60
12	10	—	1	1	2	65
16	10	9	1	8	4	34
20	13	6	—	3	—	3
24	—	3	—	—	—	4
28	5	17	2	—	—	3
32	4	14	—	—	—	7
36	—	—	—	—	—	—
40	1	3	1	—	—	—
44	—	3	—	—	—	—
48	—	—	—	—	—	3
60	—	—	—	—	—	1
84	—	—	1	—	—	—
Итого	50	66	11	13	11	180

Некоторые таксационные характеристики 29 взрослых деревьев, выбранных случайным образом из популяций 3 островов (табл. 1), и распределение генеративных особей по ступеням толщины в целом для всего архипелага (табл. 2) указывают на значительное отставание роста тиса в высоту и толщину на островах в сравнении с таковыми на материке (Куренцова, 1964). На деревья с диаметром ствола менее 20 см приходится свыше половины всей численности островных популяций *Taxus cuspidata*.

Естественного возобновления тиса под пологом взрослых деревьев, как правило, не наблюдается. Для сеянцев старше 2-летнего возраста характерно групповое распределение. Молодые растения обычно встречаются за пределами кроны семенных деревьев, размещаются на участках относительно равномерно, их группы состоят из особей, близких по возрасту. В целом на островах заповедника преобладает подрост до 100 см выс. в возрасте до 25 лет (табл. 3). Наиболее благоприятные условия для возобновления тиса наблюдаются лишь на островах Большой Пелис и Стенина. Это наиболее крупные острова архипелага, площадь каждого из них превышает 300 га.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика естественного возобновления *Taxus cuspidata* на островах Дальневосточного государственного морского заповедника, шт.

Ступень высоты, м	Диаметр основания стволика, см	Острова					
		Большой Пелис	Матвеева	Стенина	Дурново	Де-Ливрона	Гильде-брандта
До 0.1	0.2	—	—	—	2	—	1
0.11—0.25	0.3—0.5	62	5	54	21	—	—
0.26—0.5	0.7—1.2	100	8	83	7	—	—
0.51—1.0	1.3—2.0	52	1	109	2	3	1
1.01—1.50	2.0—4.5	20	2	84	—	1	—
1.51—2.00	3.5—5.0	16	—	50	—	1	10
2.01—4.00	3.5—7.0	—	—	—	—	1	15
Более 4.00	7.1—8.0	—	—	—	—	—	3

На о-ве Большой Пелис 23 семенных дерева, на о-ве Стенина — 26, соотношение мужских и женских особей сравнительно близкое. Подрост разновозрастный — от 5 до 30 лет, жизненность большей части растений удовлетворительная. На более мелких островах (Дурново, Де-Ливрона, Матвеева) взрослых деревьев значительно меньше, подрост здесь менее благонадежный, до 50 см выс., часто с сухими верхушками и желтеющей хвоей. На о-ве Де-Ливрона зимой 1994 и 1995 гг. все молодые деревца тиса были повреждены пятнистым оленем, перебравшимся с материка по льду. У большей части особей подроста хвоя в мае была желто-бурого цвета, часть растений погибла. Особые условия для возобновления тиса складываются на о-ве Гильдебрандта. Здесь, несмотря на большую численность семенных деревьев и относительно высокую их урожайность, молодые растения в возрасте до 15 лет практически отсутствуют. Подрост более старшего возраста представлен слабо охвоенными тонкомерными особями до 4 м выс. Вероятно, вывод о неблагоприятном воздействии условий среды, создаваемой взрослыми деревьями тиса на свое возобновление, сделанный при изучении ценопопуляций *Taxus baccata* в Кавказском заповеднике (Семагина, 1983; Придня, 1984), оказался верным и для ценопопуляций *T. cuspidata*.

Особенности биологии и морфологии

Taxus cuspidata — долголетнее дерево II величины. При развитии в благоприятных условиях достигает 18—20 м выс. и 150 см в диам. на уровне груди. Возраст таких деревьев может превышать 1000 лет. Более обычны невысокие деревья (до 12 м выс. и 40 см в диам.) с узловатыми стволами и низко расположенной кроной.

Тис относится к породам, характеризующимся замедленным нарастанием основной оси на ранних этапах онтогенеза. У сеянцев ниже 50 см прирост обычно составляет 2—4 см в год и редко превышает 6 см, максимальные годовые приросты по 9—15 см отмечаются у растений выше 100 см с диаметром основания стволика более 3.5 см (табл. 4). Наиболее интенсивный рост побегов наблюдается с последней декады мая по июнь.

Распускание почек при условии установления устойчивой плюсовой температуры начинается с 10—15 апреля. Первыми раскрываются генеративные почки с мужскими органами, спустя несколько дней — семяпочки. Время раскрытия генеративных почек у конкретных деревьев зависит от условий произрастания. На ветробойных склонах и гребнях хребтов эта фаза растянута до конца апреля. Выделить 2 подфазы пыления, как это принято в методических рекомендациях (Шкутко и др., 1974), нам не удалось. Пыление наблюдается с 5 по 18 мая и совпадает с установлением в этом районе сухой ветреной погоды. Вегетативные почки начинают раскрываться с последней декады апреля.

Опад старой хвои и мелких веточек происходит в течение всего года. Наиболее интенсивно хвоя опадает весной (с конца марта до середины мая) и осенью (с конца сентября до начала ноября), что совпадает по времени с развитием репродуктивных органов и с сильным дефицитом влаги в почве.

Семена созревают в начале октября. Семеношение не ежегодное. Обильные урожаи случаются 1 раз в 5—7 лет.

Развитие тиса в природе имеет ряд особенностей, не наблюдающихся в культуре. Всходы отмечаются не ежегодно. Период прорастания семян растянут на 2 месяца. Первые всходы появляются в конце мая, последние — в конце июля; массовое появление всходов характерно в первой декаде июня. С середины июля сеянцы, находящиеся под пологом семенных деревьев, начинают отмирать. К концу августа текущего года сохраняется не более 1—4 % от всех появившихся сеянцев.

Прорастание семян тиса надземное, к моменту прорастания диаметр семени увеличивается до 5.5—6.5 мм. Подсемядольная часть проростков цилиндрическая, белесая, 4.5—5.7 см дл., 1.0—1.3 мм в диам. Позднее гипокотиль вытягивается до

ТАБЛИЦА 4

Отрастание основной оси у подроста *Taxus cuspidata* на островах Дальневосточного государственного морского заповедника

№ сеянца	Высота сеянца, см	Диаметр стволика у корневой шейки, см	Прирост, см				
			1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.	1996 г.
О-в Стенина							
1	13.0	0.3	—	2.2	1.7	2.6	4.0
2	47.0	0.9	—	0.8	4.2	4.0	1.0
5	68.0	1.5	—	11.0	12.0	1.0	11.0
7	90.0	2.0	—	5.0	5.8	5.0	4.0
8	150.0	3.0	—	—	15.0	12.0	14.0
9	130.0	2.3	—	8.0	11.0	7.5	9.0
11	46.0	1.0	—	4.5	9.5	6.0	5.5
12	160.0	5.0	—	6.5	6.5	2.8	2.5
13	108.0	2.0	—	9.0	11.5	5.0	2.0
14	165.0	3.5	—	14.5	11.5	6.6	1.7
О-в Большой Пелис							
1	30.0	0.4	—	3.0	2.4	2.3	3.3
2	21.0	0.3	—	4.0	1.2	1.0	2.6
3	65.0	1.3	—	2.3	5.5	4.8	3.0
5	39.0	1.3	3.5	2.0	1.6	1.5	2.4
6	84.0	2.0	3.8	4.9	6.2	4.5	3.8
7	55.0	1.7	—	—	1.2	2.3	3.7
8	16.0	0.25	—	6.5	3.2	6.4	2.8
9	29.0	0.7	—	2.0	1.1	1.2	1.2
11	15.0	0.3	—	—	1.1	1.2	2.9
12	130.0	3.5	—	7.0	5.5	6.5	6.5
14	45.0	0.8	1.3	1.0	1.2	1.3	1.0
О-в Матвеева							
1	48.0	0.8	7.5	6.0	6.4	0.7	3.7
2	23.0	0.4	—	2.2	3.4	2.6	2.5
3	25.0	0.3	—	2.0	2.3	2.8	2.2
4	29.0	0.5	2.4	2.5	3.2	3.4	3.3
5	16.0	0.3	—	2.2	2.2	2.3	2.5
6	29.0	0.4	—	—	4.0	2.4	2.7
7	20.0	0.4	—	3.7	3.2	2.6	2.5
10	150.0	5.0	12.0	2.0	10.0	8.0	4.0
11	32.0	0.3	—	2.8	2.3	2.1	2.0
12	43.0	0.6	—	2.8	2.2	2.3	3.2
13	28.0	0.4	—	3.4	3.5	3.0	2.7
15	33.0	0.4	3.0	2.7	2.0	2.0	2.5

7.0—7.3 см выс., в верхней части становится зеленым и вместе с семядолями фотосинтезирует в течение первых 1—2 лет жизни сеянца. Зародышевый корешок, становящийся главным корнем, растет отвесно вниз, длина его достигает 2.1—4.5 см. Корешок сплошь покрыт прозрачными корневыми волосками. У отдельных растений отмечалось горизонтальное расположение главного корня. Семядоли окрашены в зеленый цвет, внешне не отличаются от настоящих листьев однолетних сеянцев. Длина семядолей в первый год жизни может составлять 1—2 см, ширина — 1—2 мм, самыми крупными обычно бывают 2 нижних листа (рис. 1, *а—в*). У проростков,

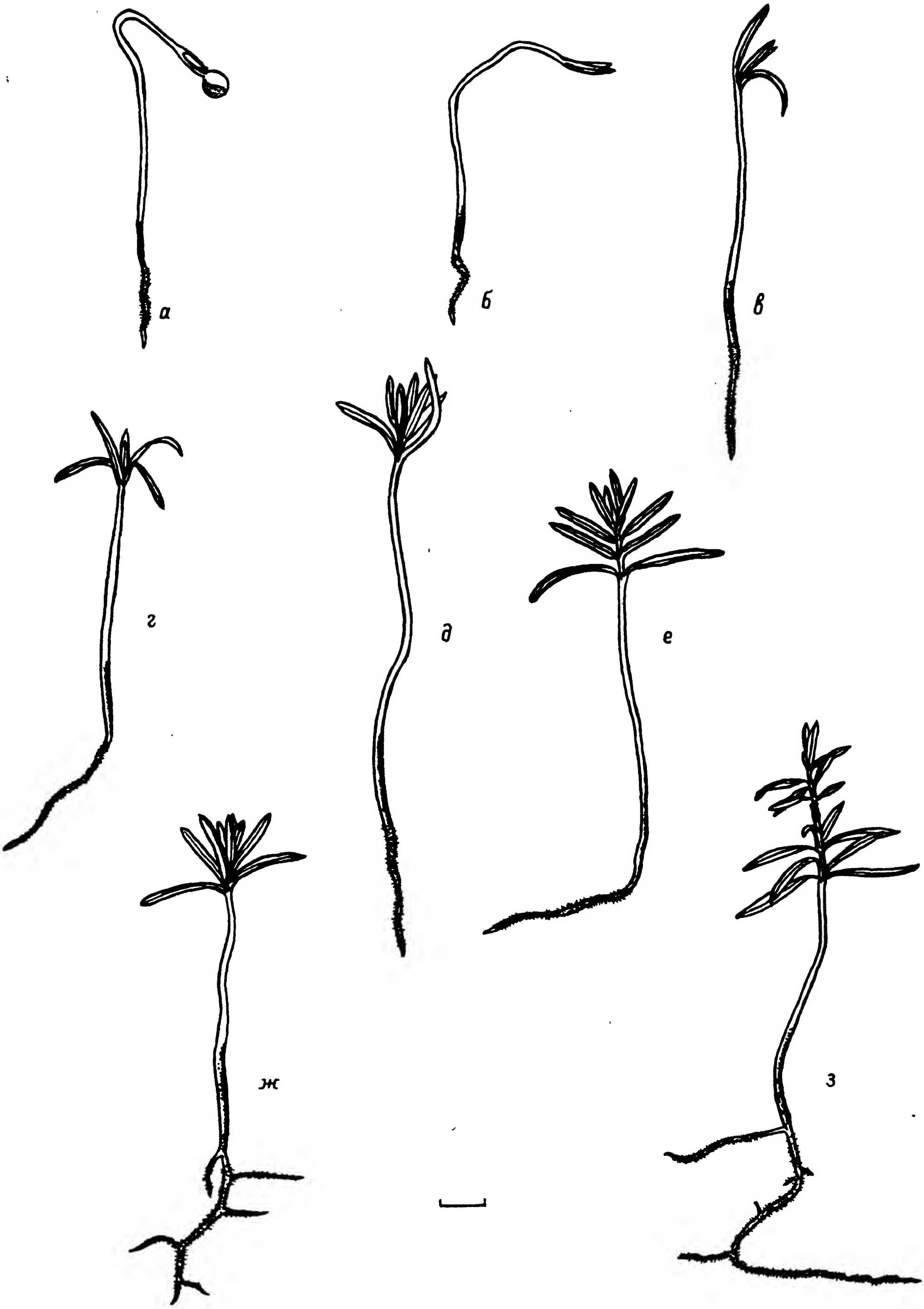


Рис. 1. Ювенильные растения *Taxus cuspidata* в третьей декаде июля.

а—ж — проростки и сеянцы 1-го года жизни, *з* — сеянец 2-го года жизни. Масштабная линейка — 1 см.

растущих в условиях меньшего затенения, уже к июлю развивается эпикотильная часть главного стебля 5—10 мм дл. У сеянцев 1-го года кроме семядольных могут быть еще 6—9 довольно мелких листьев, не превышающих 16 мм дл. У некоторых сеянцев через 2—2.5 месяца после прорастания на главном корне появляются боковые корни. Количество их варьирует от 1 до 5, длина — от 0.5 до 1.2 см (рис. 1, *г—ж*).

Большая часть сеянцев первого года жизни к концу августа отмирает, причем признаки отмирания в июле можно обнаружить только при раскапывании. Вначале замедляется или прекращается рост главного корня, а затем отмирают корневые волоски и темнеет самая нижняя его часть. В дальнейшем процесс отмирания распространяется на весь корень и нижнюю часть гипокотиля.

У единичных сеянцев, сохранивших жизнедеятельность, на конусе нарастания формируются почечные чешуйки верхушечной почки. Боковых пазушных почек у сеянцев 1-го года не отмечалось. Верхушечные почки раскрывались в середине мая следующего года. Побег 2-го года жизни достигает 1.5—1.8 см дл. и несет до 15 листочков 1.0—1.8 см дл. и до 2 мм шир. 2-летние растения достигают 8—10 см выс. Прирост главного корня незначительный (до 6.5 см), отмечается образование новых боковых корней на главном корне и придаточных корней на нижней части гипокотиля (рис. 1, *з*).

У ювенильных растений в возрасте 4—5 лет стебель достигает 7—9 см дл., а главный корешок уходит на глубину до 7 см. Стебель в нижней части обычно полегает, на уровне корневой шейки развиваются светлые придаточные корни. Стебель не ветвится, годичные приросты его составляют 6—11 мм, хвоя держится 3 года. Хвоинки 9—14 мм дл. и 1.1—1.4 мм шир. (рис. 2, *а*). У 6- и 7-летних растений отмечено появление первой пары боковых веточек. У сеянцев этого возраста стебель достигает 14 см выс., боковые веточки — 7—9 мм дл., а хвоя — 22 мм дл. Последняя держится 4 года. Годичные приросты стебля составляют 19—23 мм. От главного корня отходят 9—11 ветвящихся корешков 2—3-го порядков, густо покрытых сосущими волосками (рис. 2, *б*). У сеянцев в возрасте 8—10 лет развивается вторая пара боковых побегов, приросты главной оси и боковых веточек достигают 40 мм в год, причем приросты последнего года превышают предыдущие. В этом возрасте растения достигают 12—16 см выс., корневая система более мощная и представлена 2—3 обильно ветвящимися боковыми корнями, главный корень практически теряется среди них (рис. 2, *в*). У сеянцев тиса в возрасте более 12—15 лет наблюдается несколько вариантов развития скелетной части побега:

1) главная ось хорошо выражена, ее приросты опережают рост боковых побегов, самые крупные ветки расположены в нижней или средней частях стволика (рис. 3, *а*);

2) главная ось также ясно выражена, ее приросты близки или несколько отстают от прироста боковых ветвей, наиболее крупные ветки расположены в средней или верхней частях стволика (рис. 3, *б*);

3) главная ось в возрасте 10—15 лет разделяется на 2—3 замещающих, характер их нарастания может идти по первому или второму варианту либо совмещать их (рис. 3, *в*);

4) главная ось сохраняется или отмирает в возрасте 10—15 лет, ее нижние боковые ветви укореняются и дают дочерние вертикальные и горизонтальные побеги; скелетная часть развивается как система укорененных плагиотропно-ортотропных побегов, связанная общей корневой системой (рис. 3, *г*; 4);

5) главная ось отмирает в возрасте 10—15 лет, от корневой шейки или от укоренившегося горизонтального участка нижней боковой ветки первичной оси наклонно вверх отрастают несколько скелетных ветвей (рис. 3, *е*);

6) главная ось отмирает в возрасте 15—25 лет, нижняя часть стволика сохраняется в виде пенька, а нижние боковые ветки продолжают нарастать в горизонтальном направлении (рис. 3, *ж*).

Первые 3 варианта роста, как правило, приводят к формированию в дальнейшем растений древовидной формы с куполообразной или уплощенной кроной. При

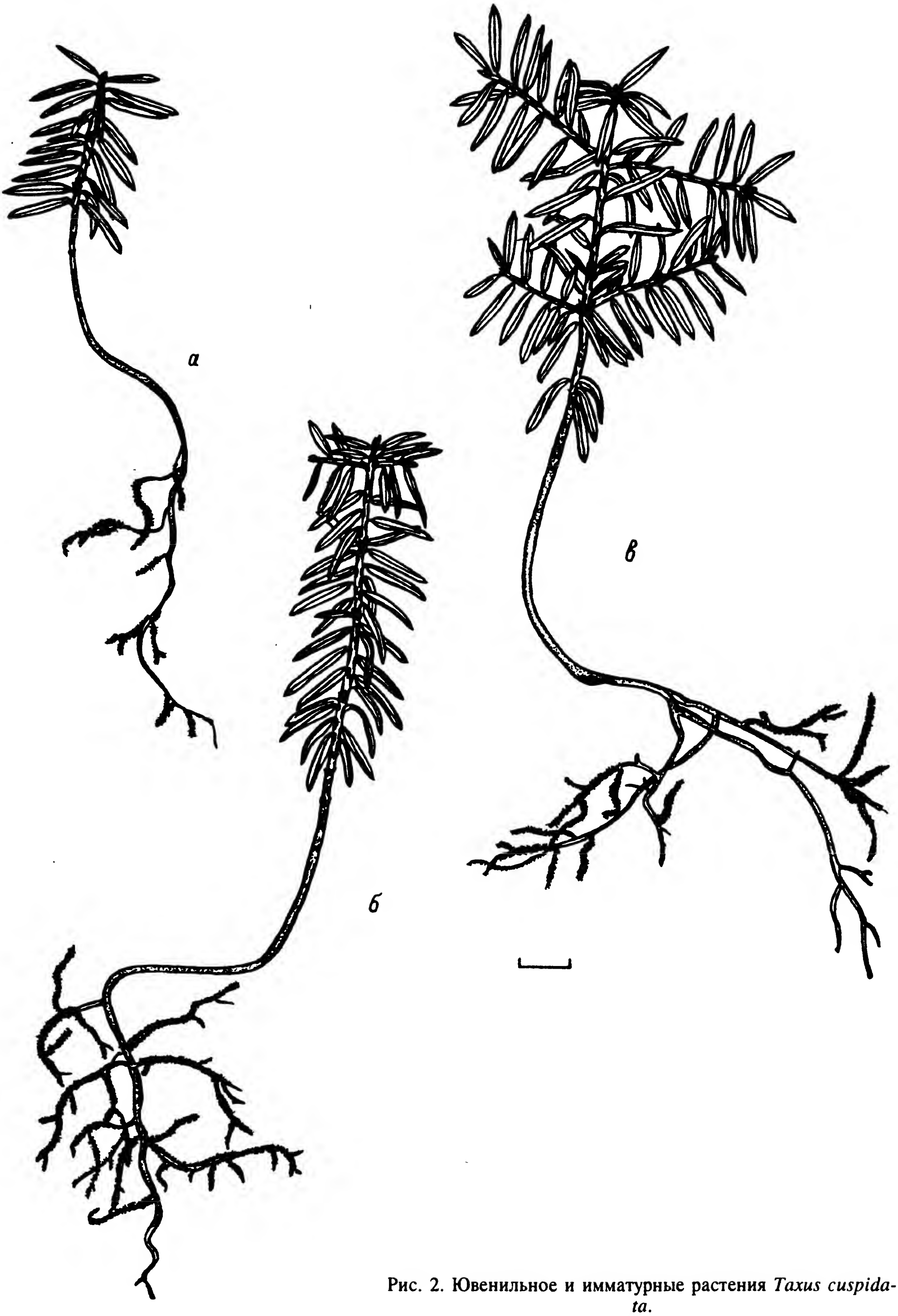


Рис. 2. Ювенильное и имматурные растения *Taxus cuspidata*.

Возраст растений: *а* — 3—4 года, *б* — 6—7 лет, *в* — 9 лет. Масштабная линейка — 1 см.

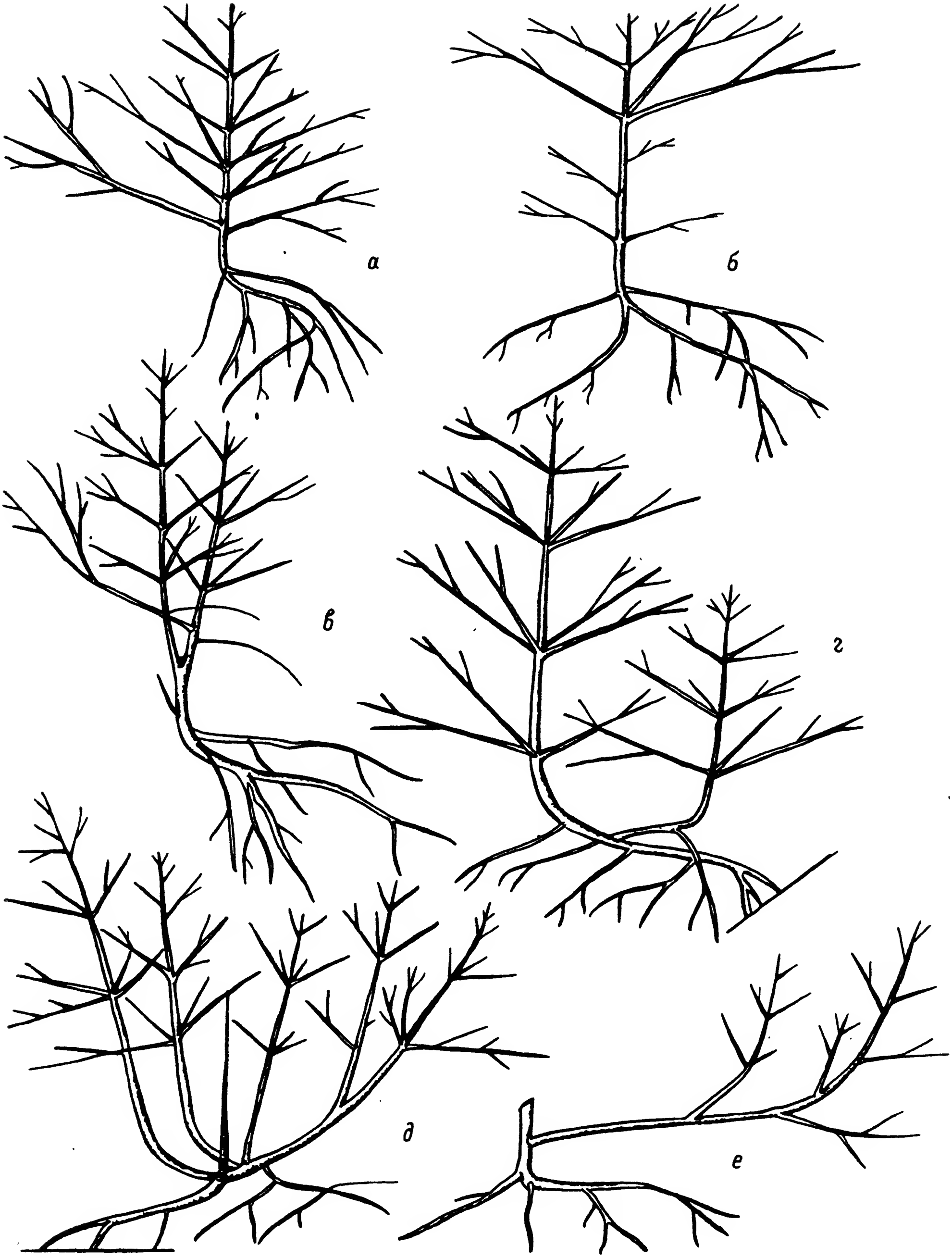


Рис. 3. Схема развития осевых побегов у подроста *Taxus cuspidata*.

Формы роста: *а—в* — древовидная, *г* — стланцевая, *д* — кустарниковая, *е* — нижнего бокового побега при отмирании основной оси.

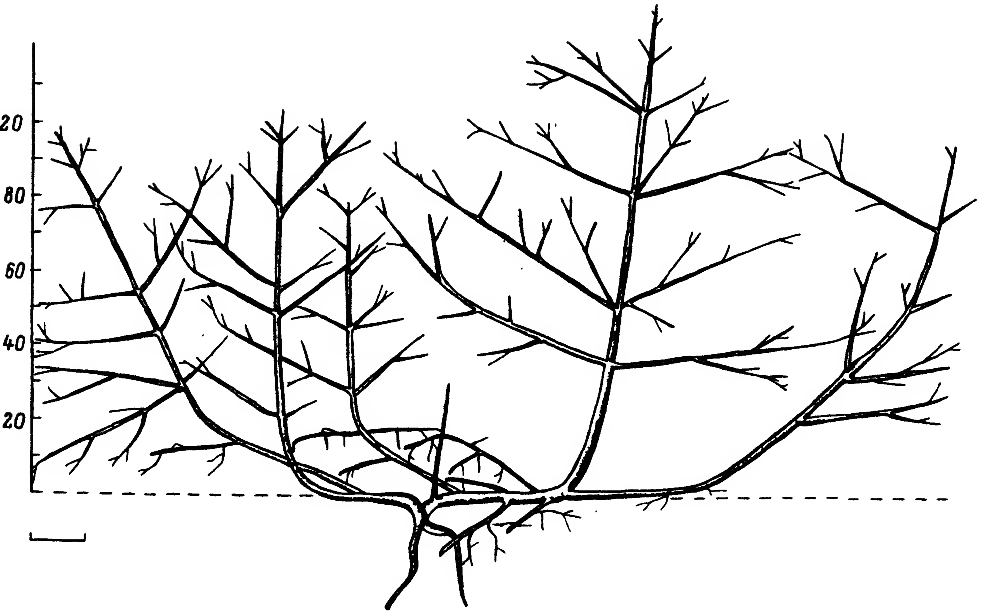


Рис. 4. Скелетная часть растения *Taxus cuspidata* стланцевой формы в возрасте 23 лет. По вертикальной оси — высота, см. Масштабная линейка — 10 см.

определенном угнетении роста материнской оси преимущественное развитие получают нижние и средние боковые ветки, формируются низкорослые, ветвящиеся от основания кустообразные деревца. Для растений древовидной формы характерна максимальная продолжительность жизни осевых побегов и скелетных ветвей. При 4-м и 5-м вариантах развиваются менее долговечные растения стланцевой и кустарниковой формы. Последний 6-й вариант часто встречается при развитии подроста под пологом взрослых деревьев.

Дифференциация сеянцев по типу роста осевых побегов (варианты с 1-го по 5-й) нередко наблюдается в одновозрастных группировках в пределах одной пробной площади. Отмечена некоторая избирательность стланцевой формы тиса во всех типах местообитаний к участкам со скальным грунтом и маломощным почвенным покровом.

Многовариантность развития скелетной части побегов, разная продолжительность жизни осевых частей, способность боковых ветвей к укоренению имеют важное адаптивное значение и позволяют тису приспособиться к различным условиям обитания, в том числе и к экстремальным.

Полученные данные свидетельствуют о благоприятных в целом условиях для развития природных популяций *Taxus cuspidata* на островах залива Петра Великого. Введение заповедного режима способствовало восстановлению на островах архипелага Римского-Корсакова численности подроста. Естественное возобновление лимитируется отрицательным влиянием на сеянцы взрослых деревьев тиса. *T. cuspidata* на островах имеет более низкие таксационные характеристики по сравнению с материком.

Эколого-климатические и ценотические условия морских островов способствуют проявлению у тиса способности к образованию нескольких жизненных форм: древовидной, стланцевой и кустарниковой, характеризующихся разной продолжительностью жизни осевых побегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросимов А. В., Васильев Н. Г. Редкие сообщества тиса остроконечного на Дальнем Востоке // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М., 1982. С. 49—50.

Васильев Н. Г., Ивлиев Л. А., Хавкина Н. В. Тис остроконечный (*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl.) и его возобновление на острове Петрова (Приморский край) // Лесовосстановление в Приморском крае. Владивосток, 1969. С. 37—50.

Ворошилова Г. И. Морфолого-анатомическое строение листа и древесины тиса *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1978. С. 129—132.

Галкина М. В., Петелин Д. А. Синтаксономия липовых лесов Дальневосточного морского заповедника. М., 1990. 58 с. Деп. в ВИНИТИ 24.09.90, № 5135—В 90.

Кабанов Н. Е. Тисовые рощи на о-ве Петрова в Японском море // Заповедники Дальневосточного края. Хабаровск, 1936. С. 63—65.

Кабанов Н. Е. Растительность острова Петрова на Дальнем Востоке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51. Вып. 4—5. С. 146—155.

Кабанов Н. Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М., 1977. 177 с.

Колесников Б. П. О кустарниковой форме тиса остроконечного (*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl.) // Вестн. ДВФ СО АН СССР. 1935. С. 31—45.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1975. 204 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 592 с.

Куренцова Г. Э. Тис остроконечный и береза Шмидта в юго-западном Приморье // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1964. С. 53—61.

Куренцова Г. Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968. 72 с.

Куренцова Г. Э. Особенности флоры и растительности малых островов у берегов Южного Приморья // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения академика В. Л. Комарова (1869—1969). Владивосток, 1969. С. 193—204.

Куренцова Г. Э. Особенности фитоценозов островных экосистем у берегов Южного Приморья // Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток, 1978. С. 21—22.

Манько Ю. И. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Естественное возобновление, строение и развитие. Л., 1967. 244 с.

Нечаев А. П. Реликтовые приамурские леса с кустарниковым тисом // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья: Тез. науч. конф. Хабаровск, 1967. С. 59—61.

Придня М. В. Фитоценотические позиции и структура Хостинской популяции тиса ягодного в Кавказском биосферном заповеднике // Экология. 1984. № 1. С. 3—8.

Присяжнюк Н. П. Местообитания и состояние популяций *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. в Лазовском заповеднике Приморского края // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 4. С. 487—492.

Семагина Р. Н. Состояние естественного возобновления тиса ягодного в причерноморских лесах Кавказского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 146—149.

Сенчукова Г. В. Фенологические наблюдения над *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 415—418.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 379 с.

Соловьев К. П. К вопросу естественного возобновления хвойных пород Дальнего Востока // Вестн. ДВФ СО АН СССР. 1937. № 22. С. 67—103.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шкутко Н. В., Александрова М. С., Фролова Л. А. К методике фенологических наблюдений над хвойными растениями в ботанических садах // Бюл. ГБС. 1974. Вып. 91. С. 8—14.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 4 XII 1997

SUMMARY

Taxus cuspidata Sieb. et Zucc. ex Endl. is a common component of the forests of *Tilia amurensis* Rupr. and *Abies holophylla* Maxim. in the islands of the Far East Marine Reserve. The coenopopulations consist of individuals of the following age-related groups, seeds, juvenile, immature, virginal, generative plants, *Taxus cuspidata* forms in the islands the following life-forms, trees, the shrubs, of the creepers.

УДК 581.9 (1-924.81) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© И. А. Лавриненко, О. В. Лавриненко, Е. Е. Кулюгина

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗАПАДА БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ (ПРАВОБЕРЕЖЬЕ РЕКИ ОРТИНА)

I. A. LAVRINENKO, O. V. LAVRINENKO, E. E. KULUGINA. FLORA AND VEGETATION IN THE WEST OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA (THE ORTINA RIVER RIGHT-BANK)

Изучена локальная флора правобережья р. Ортина на западе Большеземельской тундры. Приведен аннотированный список сосудистых растений, насчитывающий 237 видов. Впервые для Большеземельской тундры отмечены 3 вида, впервые для западной части Большеземельской тундры — 27 видов. Изученная флора по систематической структуре и соотношению географических групп отнесена к южным гипоарктическим флорам.

Ключевые слова: Большеземельская тундра, флора, сосудистые растения, флористические находки, южные гипоарктические тундры.

В настоящей работе изложены результаты флористического обследования правобережья р. Ортина (правого притока р. Печора в ее нижнем течении) и небольшого по площади участка в верховьях р. Северная (рис. 1), проведенного в течение полевых сезонов в июле 1995 и в августе 1996 г. Изученный район расположен на северной границе подзоны южных гипоарктических тундр, относится к Канино-Печорской подпровинции Арктической флористической области (Атлас Арктики, 1985) и отличается значительным своеобразием ландшафта и растительного покрова. Это обусловлено высокой степенью гетерогенности элементов холмисто-увалистого рельефа, подстилающих грунтов (пески, суглинки, торфяники, местами их значительное переслаивание), существенным перепадом абсолютных отметок высот (от 25 до 168 м над ур. м.) на относительно небольшой площади (около 20 км с севера на юг и 5—6 км с востока на запад).

Зональным типом растительного покрова на исследованной территории являются ерниковые тундры. *Betula nana* образует хорошо развитый ярус с проективным покрытием 60—70 % и высотой 50—70 см (иногда до 1 м и выше). Значительное участие в кустарниковом ярусе принимают ивы — *Salix glauca*, *S. phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. hastata*. При обследовании территории нами выделен ряд типов кустарниковых тундр: ивняково-крупноерниковые кустарничковые зеленомошные, ивняково-крупноерниковые кустарничковые зеленомошно-лишайниковые, крупноерниковые травяно-кустарничковые зеленомошно-сфагновые (заболоченные) и крупноивняковые тундры.

Наличие на изученной территории многометровых торфяных толщ (до 4—5 м и более), в нижней части которых имеются достаточно хорошо сохранившиеся остатки древесной растительности, свидетельствует об активном развитии в относительно недавнем прошлом бореальной растительности. Своеобразие района в значительной мере обусловлено относительной близостью р. Печора, создающей специфические эколого-климатические условия в регионе. По-видимому, именно последнее обусловливает присутствие значительного числа фрагментов березовых (*Betula tortuosa*) и еловых (*Picea obovata*) редколесий на изученной территории. Островные ельники

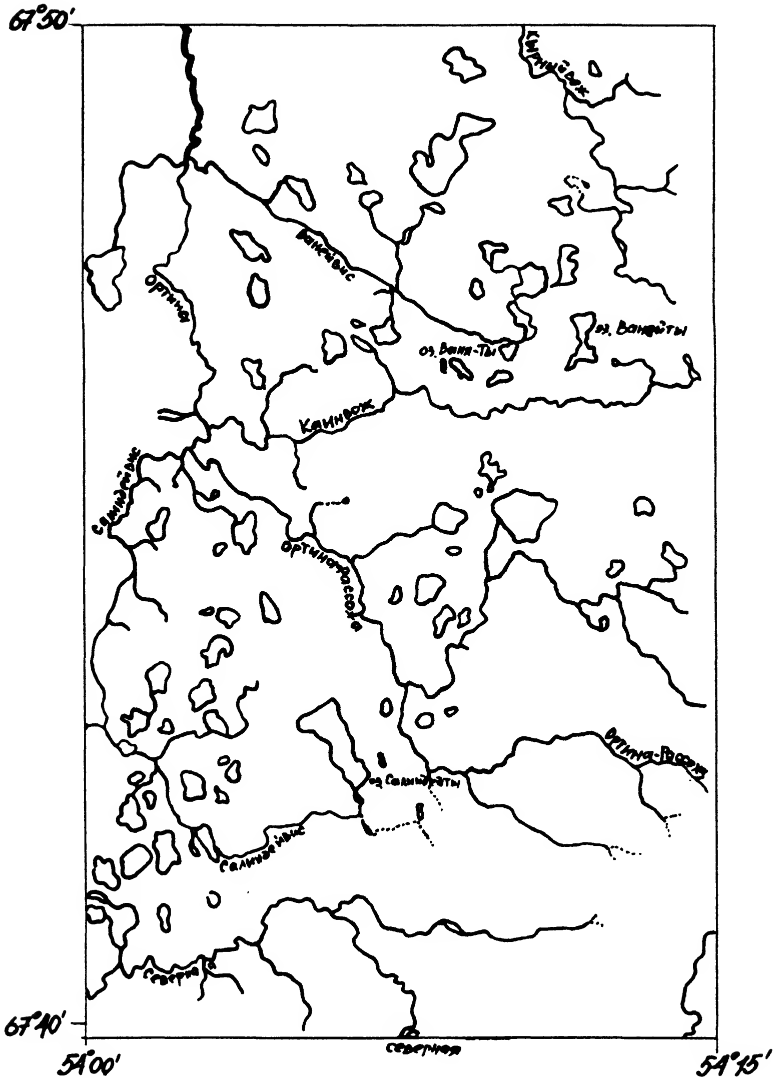


Рис. 1. Картосхема правобережья р. Ортина.

приурочены не только к поймам реки и ручьев, но в той же мере являются характерными для плакорных местообитаний. Местонахождение островных ельников, географический анализ их флоры и данные литературы (Ливеровский, 1933; Кременецкий и др., 1996) позволяют предположить, что они являются остатками еловых лесов, произраставших в атлантический период голоцена на юге Большеземельской тундры и изолированных от сплошного ареала *Picea obovata* в связи с ухудшением климата в суббореальный период — 4500 лет назад.

Кроме редколесий для изученного района достаточно характерно присутствие экстразональных кустарничково-лишайниковых и кустарничково-мохово-лишайниковых группировок, более характерных для кустарничковых тундр. Данный тип сообществ приурочен в основном к выположенным вершинам холмов и возвышенностей на водораздельных территориях с преобладанием минеральных грунтов и глубоким залеганием мерзлоты (до 1 м и более). Кроме экстразональной растительности достаточно обычными являются интразональные группировки, характерные в основном для пониженных элементов рельефа, такие как некомплексные травяно-моховые и комплексные плоскобугристые болота с разной степенью деградации торфяных бугров, разнотравные и разнотравно-злаковые луга, приуроченные к поймам р. Ортина и ручьев, а также разнообразные типы ивняков (разнотравные, осоковые, моховые в зависимости от заболоченности территории), которые обрамляют ложбины стока и разнотипные озера.

Достаточно характерными для изученной территории являются многочисленные и разнообразные по видовому составу и структуре растительные группировки дефляционных обнажений, приуроченных к верхней части холмов и увалов. По данным литературы (Григорьев, 1924; Кулик, 1928; Ливеровский, 1933), происхождение этих песчаных холмов в Большеземельской тундре связано с четвертичными морскими трансгрессиями. Восстановление растительного покрова на подобных территориях достаточно затруднено вследствие экстремальных экологических условий. Подобные практически полностью лишенные растительного покрова песчаные обнажения занимают на исследованной территории площади в десятки тысяч квадратных метров и имеют тенденцию к расширению.

Следует отметить, что около 20 лет назад изученная территория была подвержена значительным антропогенным нагрузкам. В этом районе в течение 3 лет проводились разведочные буровые работы, после которых остались локальные (площадки вокруг буровых скважин) и линейные (сеть дорог) нарушения. Площадки буровых скважин приурочены к самым различным элементам рельефа, грунтам и типам растительных сообществ, поэтому зарастание на них проходит разными путями и темпами (Лавриненко и др., 1996).

При характеристике растительного покрова были использованы маршрутные обследования по дорогам и долинам р. Ортина, впадающих в нее ручьев и правого притока р. Северная. Геоботанические описания сделаны в наиболее типичных участках различных экотопов и на площадках буровых скважин. Нами выделены 20 основных типов местообитаний: 1) тундры полигональные кустарничково-лишайниковые; 2) тундры пятнистые кустарничково-лишайниковые; 3) тундры кустарничково-моховые; 4) тундры кустарниково-моховые; 5) группировки растительности на песчаных обнажениях; 6) болота некомплексные травяно-моховые; 7) болота комплексные плоскобугристые; 8) прибрежные заросли растений; 9) ивняки травяно-моховые водораздельные; 10) ивняки разнотравные пойменные; 11) редколесья из березы извилистой; 12) редколесья и лесные острова из ели; 13) луга пойменные разнотравные; 14) площадки буровых скважин, расположенных на разных типах грунтов; 15) пятна и микробугры бурового раствора на площадках буровых скважин; 16) торфяной субстрат, загрязненный нефтесодержащими веществами; 17) глубоководные котлованы-отстойники для сбора нефтесодержащих жидкостей и отходов бурения; 18) безводные котлованы-отстойники; 19) дороги-времянки, проложенные на песках, торфах и суглинках; 20) ивняки, примыкающие к территории буровой скважины.

Латинские названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995) за немногим исключением. Эколого-географические характеристики видов даны по «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977), «Флоре востока Большеземельской тундры» (Ребристая, 1977) и «Флоре полуострова Канин» (Сергиенко, 1986).

Приняты следующие обозначения для широтных географических групп: Б — бореальные, ГА — гипоарктические, АА — арктоальпийские, А — арктические, ГАА — гипоарктоальпийские, Б-Н — бореально-неморальные, ГАБ — гипоарктобореальные; для долготных географических групп: ЦП — циркумполярные, ЕА — евразиатские, ЕС — евросибирские, Амф — амфиатлантические, Е — европейские, Аз-Ам — азиатско-американские, Е-Ам — европейско-американские.

Гербарные образцы наиболее интересных находок хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Далее приведен аннотированный список видов, для каждого вида указаны эколого-географическая характеристика и типы местообитаний, где встречены растения.

Виды расположены по семействам и родам в порядке системы Энглера, а в пределах рода — по алфавиту.

Dryopteridaceae Ching.: *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs — Б ЕзапС, 8, 9.

Botrychiaceae Horan.: *Botrychium lunaria* (L.) Sw. — Б ЦП, 9, 10, 14.

Equisetaceae Rich. ex DC.: *Equisetum arvense* L. — Б ЦП, 2—5, 9—13, 14, 15, 17, 19, 20; *E. fluviatile* L. — Б ЦП, 9, 14, 17—19; *E. palustre* L. — Б ЦП, 2, 9, 10, 13, 14, 16—19, 20; *E. pratense* Ehrh. — Б ЦП, 2, 4, 9, 10, 12—14, 16, 19, 20; *E. scirpoides* Michx. — ГА ЦП, 2, 10; *E. sylvaticum* L. — Б ЦП, 4, 12, 13, 19.

Huperziaceae Rothm.: *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart. — Б ЦП, 13.

Lycopodiaceae Beauv. ex. Mirb.: *Lycopodium annotinum* L. — Б ЦП, 9, 10, 12; *L. clavatum* L. — Б ЦП, 13, 14, 19; *L. dubium* Zoega — ГА ЦП, 2, 10—14, 18, 19; *L. lagopus* (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. — ГА ЦП, 13 (обнаружен на склоне правого притока р. Северная); *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub — АА ЦП, 11—13; *D. complanatum* (L.) Holub — Б ЦП, 10, 12.

Selaginellaceae Willk.: *Selaginella selaginoides* (L.) C. Mart — ГА ЦП, 10, 13.

Pinaceae Lindl.: *Picea obovata* Ledeb. — Б востЕ-С, 12, 14 (на возвышенных частях рельефа формирует еловые «острова» с подлеском из можжевельника, жимолости, рябины и с кустарничково-зеленомошным нижним ярусом; единичные деревья заходят в кустарничково-лишайниковые тундры).

Cupressaceae Rich. ex Bartl.: *Juniperus communis* L. — Б ЦП, 2, 9, 10, 12—14, 20; *J. sibirica* Burgsd. — ГА ЕА, 2, 4, 11, 14, 18.

Sparganiaceae Rudolphi: *Sparganium hyperboreum* Laest. 1853 — ГА ЦП, 7, 8, 17.

Potamogetonaceae Dumort.: *Potamogeton alpinus* Balb. — Б ЕС, 17 (произрастал в глубоком (около 2 м) котловане-отстойнике на территории буровой скважины, образовав густые заросли на илистом дне); *P. pectinatus* L. — Б ЦП, 17 (найден единично в обводненном котловане-отстойнике на площадке буровой скважины).

Poaceae Barnhart: *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. — Б ЕА, 14 (обнаружен единично в окрестностях устья буровой скважины, расположенной на берегу руч. Каинвож); *Leymus arenarius* (L.) Hochst. — Б Е, 5, 14, 15, 19; *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub — Б Е, 13 (произрастал на слабо задернованном песчаном берегу р. Ортина); *B. pumpelliana* (Scribn.) Holub — ГА Аз-Ам, 13 (встречен на береговом разнотравном склоне р. Ортина); *Trisetum sibiricum* Rupr. — Б ЕС, 9, 13, 14, 20; *T. spicatum* (L.) Richt. — АА ЦП, 10, 13, 14; *Koeleria pohleana* (Domin) Gontsch. — А востЕ, эндемик северо-востока европейской части России, 2, 5, 10, 14, 18, 19; *Avenella flexuosa* (L.) Drej. — ГАА ЕА, 4, 10—14, 18—20; *Deschampsia glauca* C. Hartm. — АА ЕА, 1, 2, 4, 10, 14—16, 18—20; *Milium effusum* L. — Б-Н ЕА, 9, 13; *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. — ГА ЦП, 2—4, 10, 14, 19; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — Б ЦП, 2, 10, 13, 14, 18, 20; *C. purpurea* (Trin.) Trin. — Б ЕС, 10, 14, 19; *Agrostis borealis* C. Hartm. — ГА Е-Ам, 10, 14, 19; *A. gigantea* Roth. — Б ЕА, 13 (обнаружен только на пойменном лугу р. Ортина-Рассоха); *A. stolonifera* L. — Б ЕА, 5, 14, 15, 18, 19; *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — АА ЦП, 1, 2; *H. arctica* C. Presl — ГАБ ЦП, 10, 13; *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve — ГА, преимущественно Е, 10, 13; *Phleum alpinum* L. — ГАА ЦП, 10, 13, 19; *Alopecurus aequalis* Sobol. — Б ЦП, 17, 19 (на низких, затопляемых водой участках дороги, проложенной на суглинках); *A. pratensis* L. — Б ЕА, 4, 9, 10, 13, 14, 18; *Festuca ovina* L. — Б ЕА, 2, 3, 10—14, 16, 18, 19; *F. richardsonii* Hook. — А ЦП, 10, 13, 14, 18, 19; *F. rubra* L. — Б ЦП, 2, 5, 10—16, 18—20; *F. sabulosa* (Anderss.) Lindb. fil. — ГА ЕА, 5, 14, 18, 19 (на песчаных раздувах в срединной и северной частях изученного района, на площадках буровых скважин, расположенных на песках); *Poa alpigena* (Blytt.)

Lindm. — АА ЦП, 2, 4, 9, 10, 12—16, 18—20; *P. alpina* L. — АА дизъюнктивно-ЦП, 2, 10, 13, 14; *P. arctica* R. Br. — А ЦП, 2, 10, 13, 14, 20; *P. pratensis* L. — Б ЦП, 9, 10, 12, 13, 19, 20; *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — А ЦП, 8, 13—15, 17 (в котлованах-отстойниках, торфяных лужах с запахом нефтепродуктов и на пятнах бурового раствора), 19 (в затопляемых понижениях на дорогах); *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. — Б ЦП, 14, 16, 19. В естественных группировках растительности не отмечен.

Cyperaceae Juss.: *Eriophorum medium* Anderss. — ГА ЦП, 7; *E. polystachion* L. — ГА ЦП, 6, 7, 9, 10, 13, 14, 18—20; *E. russeolum* Fries — ГА ЦП, 14; *E. scheuchzeri* Hoppe — АА ЦП, 1—3, 9, 13—16, 18—20; *E. vaginatum* L. — ГА ЦП, 1, 3, 7, 10, 14, 20; *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. — АА дизъюнктивно-ЦП, 14, 19; *Carex aquatilis* Wahlenb. — Б ЦП, 2, 6, 9, 10, 13, 14, 16—20; *C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer. — А ЕА, 2, 13, 14, 19; *C. brunnescens* (Pers.) Poir. — Б ЦП, 4, 10, 11, 13, 14, 16, 19; *C. capillaris* L. — Б ЦП, 2, 13; *C. cespitosa* L. — Б ЕА, 1, 4, 10, 13, 14, 19; *C. cinerea* Poll. — Б ЦП, 9, 10, 14, 19, 20; *C. concolor* R. Br. — А ЦП, 4, 11, 18, 19; *C. globularis* L. — Б ЕА, 10, 12; *C. juncella* (Fries) Th. Fries — Б ЕА, 9, 19, 20; *C. lachenalii* Schkuhr — АА ЦП, 13; *C. lapponica* O. Lang — ГА ЕА-запАм, 7, 14; *C. limosa* L. — Б ЦП, 7, 9, 14, 19; *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — А ЦП, 2, 7, 14, 19; *C. rotundata* Wahlenb. — А ЦП, 7, 13, 14, 19; *C. vesicaria* L. — Б ЦП, 8.

Juncaceae Juss.: *Juncus alpino-articulatus* Chaix — Б ЦП, 14, 19; *J. arcticus* Willd. — АА ЦП, 10, 14, 15, 18; *J. biglumis* L. — АА ЦП, 13, 19; *J. castaneus* Smith. — АА ЦП, 14, 19; *J. filiformis* L. — Б ЦП, 10, 14, 19; *J. trifidus* L. — АА Амф, 2, 10—14, 18, 19; *Luzula confusa* Lindeb. — АА ЦП, 2, 3, 14, 18, 19; *L. frigida* (Buchenau) Sam. — ГА Е, 1, 2, 9—11, 13, 14, 18—20; *L. multiflora* (Ehrh.) Lej. — Б ЦП, 10, 11, 13, 14, 16, 18—20; *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. — ГАА ЕА, 13—15, 19; *L. spicata* (L.) DC. — АА Амф, 5, 10, 14, 18, 19; *L. wahlenbergii* Rupr. — АА ЦП, 2, 14, 16, 19.

Melanthiaceae Batsch: *Veratrum lobelianum* Bernh. — Б ЕА, 2, 4, 9—14, 16, 19, 20.

Alliaceae J. Agardh: *Allium schoenoprasum* L. — Б ЕА, 13.

Orchidaceae Juss.: *Listera cordata* (L.) R. Br. — Б ЦП, 10 (единично в пойменном березово-ивняково-кустарничково-зеленомошном комплексе на берегу руч. Каинвож); *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. — Б ЕА, 9, 10, 13, 14, 18—20.

Salicaceae Mirb.: *Salix dasyclados* Wimm. — Б ЕС, 10, 14; *S. glauca* L. — ГАА ЦП, 1—4, 6, 9—16, 18—20; *S. hastata* L. — ГАА ЕА-запАм, 2—4, 9, 10, 12, 14, 16, 19; *S. lanata* L. — ГАА ЕА, 2—4, 9, 10, 12—14, 18—20; *S. lapponum* L. — Б ЕА, 4, 14, 18, 19; *S. nummularia* Anderss. — АА ЕА, 1, 2, 10, 13, 14, 18, 19; *S. phylicifolia* L. — Б ЕА, 2—6, 9—11, 14—16, 18—20; *S. reticulata* L. — АА ЦП, 2, 13, 14, 20; *S. viminalis* L. — Б ЕС, 10, 14, 18.

Betulaceae S. F. Gray: *Betula nana* L. — ГА Амф, 1—4, 6, 7, 9—14, 18—20; *B. tortuosa* Ledeb. — ГА Амф, 2, 4, 7, 10—12, 14, 18, 19.

Polygonaceae Juss.: *Rumex haematinus* Kihlm. — А Е, 9, 10, 13, 20; *R. acetosella* L. — Б ЕА, 9, 10, 13, 14; *R. aquaticus* L. — Б ЕА, 14; *R. graminifolius* Lamb. — А ЕА, 5, 10, 12, 14—16, 18, 19; *Bistorta major* S. F. Gray — Б ЕС, 2, 9, 10, 13, 14, 19, 20; *B. vivipara* (L.) S. F. Gray — АА ЦП, 3, 10, 12—14, 19, 20; *Polygonum humifusum* Merk ex C. Koch — ГА востЕС, 19 (единично на суглинистой дороге).

Caryophyllaceae Juss.: *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. — А Амф, 9, 10, 14, 20; *S. fennica* (Murb.) Perf. — ГА Е, 9, 10, 13, 14, 19, 20; *S. hebecalyx* Fenzl — Б Е-запС, 10; *Cerastium holosteoides* Fries — Б ЦП, 14; *C. jenissejense* Hult. — ГА ЕА-запАм, 9, 10, 13, 14, 20; *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb. — АА Амф, 13 (единично на склоне правого притока р. Северная); *Sagina saginoides* (L.) Karst. — АА ЦП, 2, 10, 13, 14; *Minuartia biflora* (L.) Schinz. et Thell. — АА ЦП, 13 (единично на склоновом лугу правого притока р. Северная); *M. stricta* (Sw.) Hiern — ГАА, преимущественно С, 2 (единично в пятнистой кустарничково-лишайниковой тундре); *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn. — Б ЕА, 5, 14; *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — Б ЦП, 4, 10, 13, 20; *Dianthus superbus* L. — Б ЕА, 10, 13, 14, 18.

Ranunculaceae Juss.: *Caltha palustris* L. — Б ЕА, 9, 10, 13, 20; *Trollius europaeus* L. — Б Е, 9, 10, 13, 19, 20; *Aconitum septentrionale* Koelle — Б востЕ-С, 4, 9, 10, 13, 19, 20; *Ranunculus glabriusculus* Rupr. — ГА Е-запС, 9, 13; *R. hyperboreus* Rottb. — А ЦП, 19 (единично в обводненных колеях на дороге-времянке, проложенной на суглинках); *R. pallasii* Schlecht. — А ЦП, 8 (по берегам торфянистых озерцов в районе плоско-бугристого болота); *R. propinquus* C. A. Mey. — ГА ЕА, 9, 10, 13, 14, 19, 20; *R. pygmaeus* Wahlenb. — А ЦП, 13 (единично на склоновом лугу с фрагментами нивальных ложбин в пойме левого притока руч. Каинвож); *R. repens* L. — Б ЕА, 14; *Thalictrum minus* L. — Б ЕА, 10, 13.

Brassicaceae Burnett: *Rorippa palustris* (L.) Bess. — Б ЦП, 10, 14, 19, 20; *Cardamine pratensis* L. — Б ЦП, 9, 13, 20; *Draba hirta* L. — ГА ЦП, 14.

Saxifragaceae Juss.: *Saxifraga cernua* L. — АА ЦП, 13 (единично на нивальном обнажении на крутом глинистом склоне правого притока р. Северная); *S. foliolosa* R. Br. — АА ЦП, 2 (обнаружено одно растение на краю суглинистого пятна-медальона в редко-мелкоерниковой кустарничково-лишайниковой тундре); *Chrysosplenium sibiricum* (Ser.) Charkev. — ГАБ ЕА, 9, 14, 19.

Parnassiaceae S. F. Gray: *Parnassia palustris* L. — Б ЦП, 2, 9, 10, 13, 14, 19, 20.

Grossulariaceae DC.: *Ribes nigrum* L. — Б ЕА, 12 (единично в ельнике кустарничково-травяно-зеленомошном); *R. rubrum* L. — Б ЕА, 12, 14.

Rosaceae Juss.: *Sorbus gorodkovii* Pojark. — Б Е, 12 (единично в кустарничково-травяно-зеленомошном островном ельнике); *Rubus arcticus* L. — ГАБ ЦП, 2, 4, 9, 10, 12—14, 19, 20; *R. chamaemorus* L. — ГА ЦП, 1—4, 7, 9—11, 14, 16, 20; *R. idaeus* L. — Б ЕА, 14 (единично на территории буровой скважины); *Comarum palustre* L. — Б ЦП, 4, 6, 9, 10, 13, 14, 20; *Sibbaldia procumbens* L. — АА Амф, 9, 10, 13, 14; *Geum rivale* L. — Б Амф, 9, 13, 19, 20; *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — Б ЕА, 9, 10, 13, 14; *Alchemilla baltica* Sam. ex Juz. — Б Е, 10, 13, 14; *A. murbeckiana* Bus. — ГАА ЕА, 10, 13, 14; *Rosa majalis* Herrm. — Б ЕС, 10 (среди береговых зарослей в пойме р. Ортина-Рассоха).

Fabaceae Lindl.: *Amoria repens* (L.) C. Presl — Б ЕА, 14 (небольшие клоны на зарастающих площадках буровых скважин); *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray — ГАА ЕА, 13 (на пойменном разнотравном лугу правого притока р. Северная); *A. subpolaris* Boriss. et Schischk. — АА ЦП, 10, 13, 14; *Vicia sepium* L. — Б ЕА, 10, 13, 14; *Lathyrus pratensis* L. — Б ЕА, 10, 13.

Geraniaceae Juss.: *Geranium krylovii* Tzvel. — ГАБ ЕС, 9, 13, 14; *G. sylvaticum* L. — Б ЕА, 4, 10, 13.

Callitrichaceae Link: *Callitriche palustris* L. — Б ЦП, 19 (единично в канавах на суглинистой дороге).

Empetraceae S. F. Gray: *Empetrum hermaphroditum* Hagerup — ГА ЦП, 1—5, 7, 10—14, 16, 18—20.

Violaceae Batsch: *Viola biflora* L. — ГАА ЕА, 10, 13, 20; *V. epipsila* Ledeb. — Б Е-запС, 9, 10, 13, 14, 19.

Onagraceae Juss.: *Epilobium hornemannii* Reichenb. — ГА Амф, 9 (единично в разнотравно-моховом ивняке в днище долины в верховьях руч. Каинвож); *E. palustre* L. — Б ЦП, 9, 10, 13, 14, 16, 18—20; *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scorp. — Б ЦП, 9, 10, 12—16, 18, 20.

Hippuridaceae Link: *Hippuris vulgaris* L. — Б ЦП, 14, 17, 19 (в лужах и котлованах-отстойниках на площадках буровых скважин, в обводненных колеях на дорогах-времянках).

Apiaceae Lindl.: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. — Б Е, 9, 14; *Conioselinum tataricum* Hoffm. — Б ЕА, 13; *Angelica archangelica* L. — Б Е-запС, 13, 20; *Heracleum sibiricum* L. — Б ЕС, 13 (единично на песчаном берегу р. Ортина).

Cornaceae Dumort.: *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. — ГА Амф, 13, 14.

Pyrolaceae Dumort.: *Pyrola grandiflora* Radius — А ЦП, 9, 13; *P. minor* L. — Б ЦП, 10, 13, 14, 18, 19; *P. rotundifolia* L. — Б ЦП, 10, 20; *Orthilia obtusata* (Turcz.)

Нага — Б, преимущественно С, 12 (единично в ельнике зеленомошном на берегу р. Ортина-Рассоха).

Ericaceae Juss.: *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. — ГА ЕА-Ам, 1—4, 7, 10—14, 19, 20; *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — АА ЦП, 1, 2, 10, 11, 13, 19; *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* V. Vinogradova — ГА ЦП, 7, 9—11, 13, 14, 18; *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. — Б ЦП, 12 (в зеленомошном ельнике-брусничнике на берегу р. Ортина-Рассоха); *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — АА ЦП, 1—5, 10—12, 14, 16, 18—20; *Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch. — ГА ЦП, 1, 2; *V. myrtillus* L. — Б ЕА, 2, 4, 9—14, 18—20; *V. uliginosum* L. subsp. *uliginosum* — Б ЦП, 1—4, 7, 9—14, 18—20; *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* Lange — ГАА ЦП, 14, 18, 19; *V. vitis-idaea* L. — Б ЦП, 1—4, 9—14, 16, 18—20; *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. — ГА ЦП, 7.

Primulaceae Vent.: *Cortusa matthioli* L. — Б ЕА, 9, 13, 14, 19; *Trientalis europaea* L. — Б ЕА-запАм, 2, 4, 9—14, 19, 20.

Limoniaceae Ser.: *Armeria scabra* Pall. ex Schult. — А ЦП, 2, 5, 10—12, 14—16, 18, 19.

Gentianaceae Juss.: *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni — ГАА ЦП, 14 (единично на территории буровой скважины, расположенной на суглинистом мезобугре); *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries ex Fern. — АА дизъюнктивно-ЦП, 14 (на площадке буровой скважины совместно с предыдущим видом).

Menyanthaceae Dumort.: *Menyanthes trifoliata* L. — Б ЦП, 6—9.

Polemoniaceae Juss.: *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — ГА ЕА-запАм, 9, 10, 13, 14, 19, 20; *P. boreale* Adams — А ЦП, 5, 14, 18, 19.

Boraginaceae Juss.: *Myosotis palustris* (L.) L. — Б ЕА, 9, 10, 13, 14, 19, 20.

Scrophulariaceae Juss.: *Veronica alpina* L. — АА Амф, 13; *V. longifolia* L. — Б ЕА, 4, 9, 10, 12—14, 18, 20; *Euphrasia frigida* Pugsl. — А Амф, 2, 10, 13, 14, 16, 18, 19; *Bartsia alpina* L. — АА Амф, 10, 13, 14; *Pedicularis labradorica* Wirsing — ГА Аз-Ам, 2, 3, 7, 13, 14, 19; *P. lapponica* L. — ГАА ЦП, 4, 10, 12, 13, 20; *P. sceptrum-carolinum* L. — Б ЕА, 10, 13, 14, 18, 19.

Lentibulariaceae Rich.: *Pinguicula villosa* L. — ГАА дизъюнктивно-ЦП, 6, 7; *P. vulgaris* L. — ГА дизъюнктивно-ЦП, 2, 13, 14.

Rubiaceae Juss.: *Galium boreale* L. — Б ЕА, 4, 9, 10, 13; *G. uliginosum* L. — Б ЕА, 4, 9, 10, 14.

Caprifoliaceae Juss.: *Linnaea borealis* L. — Б ЦП, 10, 12; *Lonicera pallasii* Ledeb. — Б востЕ-С, 4, 9, 10, 12.

Adoxaceae Trautv.: *Adoxa moschatellina* L. — Б ЦП, 9, 12.

Valerianaceae Batsch: *Valeriana capitata* Pall. ex Link — АА ЕА-запАм, 9, 10, 13, 20; *V. wolgensis* Kazak. — Б Е-запС, 10, 13.

Campanulaceae Juss.: *Campanula rotundifolia* L. — Б ЕС, 1, 2, 5, 10—14, 18, 19.

Asteraceae Dumort.: *Solidago lapponica* With. — ГАА Е, 2, 9—15, 18—20; *Aster sibiricus* L. — ГА ЕА-запАм, 13 (единично на берегу р. Ортина в северной части исследованного района); *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm. — А Е-запС, 13 (на берегу р. Ортина на севере исследованного района); *E. politus* Fries — Б ЕС, 14; *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. — Б ЕА, 2, 10—14, 18, 20; *Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz — АА ЕА, 10, 13; *O. supina* (L.) DC. — АА Амф, 10, 13, 14, 19; *Achillea apiculata* Orlova — ГА Е, 5, 10—16, 18—20; *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. — А дизъюнктивно-ЦП, 14—16, 19, 20; *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip. — ГА ЕА-запАм, 2, 4, 5, 10—15, 18—20; *T. vulgare* L. — Б ЕА, 13 (единично в пойме р. Ортина-Рассоха среди высокого разнотравья); *Tussilago farfara* L. — Б ЕА, 13 (единично в цветущем состоянии на нивальном склоне правого притока р. Северная); *Petasites frigidus* (L.) Fries — ГА ЕА-запАм, 3, 13—15, 19, 20; *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub — ГА ЕС, 9, 13, 14; *T. palustris* (L.) Reichenb. — А дизъюнктивно-ЦП, 14, 15, 18; *Saussurea alpina* (L.) DC. — ГАА ЕА, 2, 9, 10, 13, 14, 19; *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill — Б ЕС, 9, 13; *Taraxacum repletum* (Dahlst.)

Dahlst. — ГА Е, 13 (единично в пойменном ивняково-луговом комплексе в верховьях руч. Каинвож); *Hieracium* aggr. *alpinum* L. — АА Амф, 10—14, 18; *Hieracium* aggr. *diaphanoides* Lindeb. — Б ЕА, 13; *Hieracium* aggr. *laevigatum* Willd. — Б запЕ-Аз, 14, 19; *Hieracium* aggr. *murorum* L. — Б-Н Е, 10, 13; *Hieracium* aggr. *nigrescens* Willd. — АА Е, 12; *Hieracium* aggr. *umbellatum* L. — Б-Н ЕА, 5, 10, 13, 14, 16, 18, 19; *Hieracium* aggr. *vulgatum* Fries — Б ЕС, 10, 13, 14, 18, 20.

Локальная флора правобережья р. Ортина представлена видами, относящимися к 51 семейству. Преобладающими по числу видов семействами являются *Poaceae* (32), *Asteraceae* (25), *Cyperaceae* (21), *Juncaceae* (12), *Caryophyllaceae* (12). На долю 10 ведущих семейств приходится 63.3 % всего видового состава (рис. 2). К особенностям изученной флоры можно отнести высокое положение сем. *Juncaceae* (4-е место). Большую роль во флоре играют семейства, представленные одним или двумя видами, они составляют 35.3 и 27.5 % от общего числа семейств соответственно.

Географический анализ широтных элементов локальной флоры показал преобладание бореальных видов — на бореальную группу приходится 48.5 % изученной флоры (рис. 3). Это существенно превышает долю бореальных видов в естественной флоре Большеземельской тундры (28 %, согласно О. В. Ребристой (1977) и В. А. Мартыненко (1987)). Доля арктических и арктоальпийских элементов составляет 24 %. Следует учесть, что в общий список мы включили виды, произрастающие на антропогенно нарушенных местообитаниях; большинство этих видов принадлежат к бореальной широтной группе. Считается установленным факт, что антропогенная трансформация тундровых экосистем приводит к бореализации видового состава в тундре (Груздев, 1987; Акульшина и др., 1996; Лавриненко и др., 1998) за счет снижения представительства видов арктической фракции. Наличие «лесных островов» в исследуемом районе также вносит вклад в увеличение бореализации изученной флоры. Соотношение долготных географических групп было близким к результатам, полученным для флоры Большеземельской тундры в целом (Ребристая, 1977; Мартыненко и др., 1987). Циркумполярные и евроазиатские виды составляют 70.5 % общего списка (рис. 4).

Анализ распределения растений по жизненным формам свидетельствует о значительном преобладании травянистых многолетников (рис. 5).

Установленные черты изученной флоры — систематическая структура и соотношение географических групп — позволяют отнести ее, согласно типологии флор

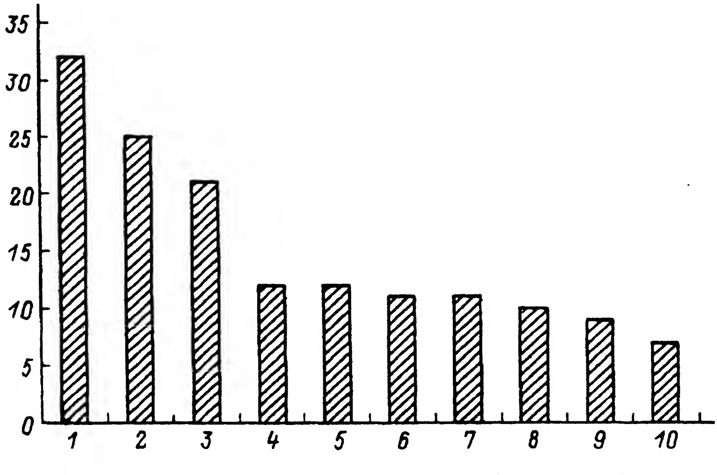


Рис. 2. Насыщенность видами ведущих семейств локальной флоры правобережья р. Ортина.

По оси абсцисс — семейства: *1 — Poaceae, 2 — Asteraceae, 3 — Cyperaceae, 4 — Juncaceae, 5 — Caryophyllaceae, 6 — Ericaceae, 7 — Rosaceae, 8 — Ranunculaceae, 9 — Salicaceae, 10 — Scrophulariaceae*; по оси ординат — число видов.

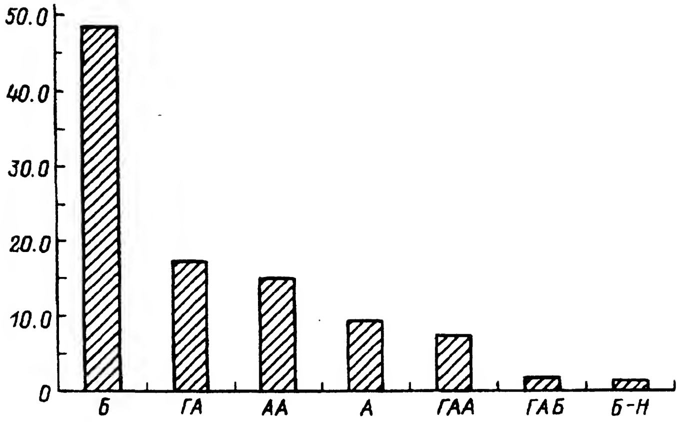


Рис. 3. Распределение видов по широтным географическим группам.

По оси абсцисс — широтные группы; *Б* — бореальные, *ГА* — гипоарктические, *АА* — арктоальпийские, *А* — арктические, *ГАА* — гипоарктоальпийские, *Б-Н* — бореально-неморальные, *ГАБ* — гипоарктобореальные; по оси ординат — доля от общего числа видов, %.

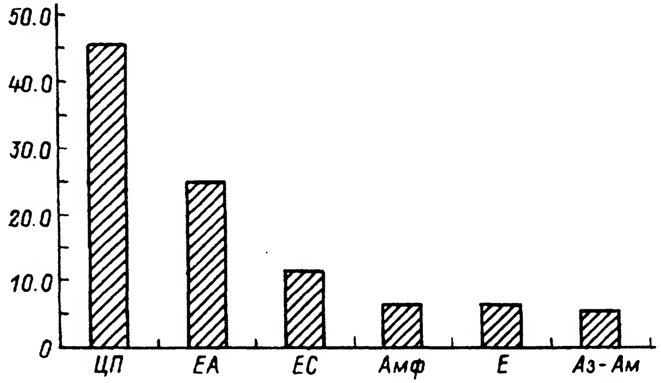


Рис. 4. Распределение видов по долготным географическим группам.

По оси абсцисс — долготные группы: *ЦП* — циркумполярные, *ЕА* — евразиатские, *ЕС* — евросибирские, *Амф* — амфиатлантические, *Е* — европейские, *Аз-Ам* — азиатско-американские; по оси ординат — доля от общего числа видов, %.

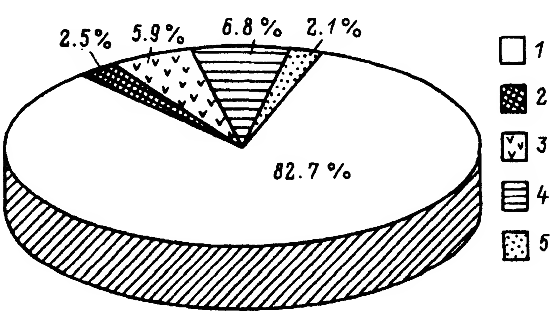


Рис. 5. Соотношение жизненных форм растений в локальной флоре правобережья р. Ортина.

1 — травянистые многолетники, *2* — травянистые однолетники, *3* — кустарнички, *4* — кустарники, *5* — деревья.

Восточноевропейской Арктики (Ребристая, 1977), к южным гипоарктическим флорам.

В заключение отметим значение флористических находок в бассейне р. Ортина. Западная часть Большеземельской тундры в плане флористической изученности представляет «белое пятно на карте» по сравнению с хорошо изученной восточной частью (район Воркуты, Приуралье). Своеобразие рассматриваемой территории обусловлено историей формирования ландшафта (глобальные изменения климата; бореальные и морские трансгрессии, следы которых можно наблюдать в настоящее время в виде «лесных островов» из *Picea obovata*, в подлеске которых преобладают бореальные виды, и песчаных обнажений, на которых сохранились литоральные виды). Следует учитывать тот факт, что на данной территории 20 лет назад интенсивно велись нефтегазоразведочные работы и некоторые впервые отмеченные виды были привнесены во флору этого района человеком.

Общий список видов флоры правобережья р. Ортина насчитывает 237 видов сосудистых растений. Найден ряд видов, новых для Большеземельской тундры в целом: бореальный вид *Listera cordata* (*Orchidaceae*), особо редкий в пределах Канино-Печорской подпровинции, произрастал в пойменном березово-ивняково-кустарничково-зеленомошном комплексе; облигатно псаммофильный вид *Festuca sabulosa* (*Poaceae*) выступал в роли доминанта в ряде типов растительных группировок, сформированных на раздуваемых песчаных обнажениях, приуроченных к верхним частям мезобугров; *Rubus idaeus* (*Rosaceae*) — адвентивный вид, произрастал вблизи устья буровых скважин.

Впервые для западной части Большеземельской тундры было отмечено 27 видов сосудистых растений: сем. *Equisetaceae* — *Equisetum scirpoides*; сем. *Lycopodiaceae* — *Diphasiastrum complanatum*; сем. *Cupressaceae* — *Juniperus communis*; сем. *Sparganiaceae* — *Sparganium hyperboreum*; сем. *Potamogetonaceae* — *Potamogeton pectinatus*; сем. *Poaceae* — *Leymus arenarius* (впервые для континентальных песков), *Bromopsis pumpelliana*, *Milium effusum*, *Phleum alpinum*, *Alopecurus aequalis*, *Puccinellia distans*; сем. *Cyperaceae* — *Eriophorum medium*, *Carex capillaris*, *C. limosa*; сем. *Polygonaceae* — *Rumex haematinus*, *Polygonum humifusum*; сем. *Caryophyllaceae* — *Stellaria calycantha*, *Cerastium holosteoides*, *Dichodon cerastoides*, *Minuartia stricta*; сем. *Ranunculaceae* — *Ranunculus hyperboreus*; сем. *Rosaceae* — *Rosa majalis*; сем. *Fabaceae* — *Amoria repens*; сем. *Callitrichaceae* — *Callitriche palustris*; сем. *Gentianaceae* — *Lomatogonium rotatum*; сем. *Scrophulariaceae* — *Veronica alpina*; сем. *Asteraceae* — *Tephroseris palustris*.

Некоторые из этих видов встречены только на антропогенно трансформированных территориях, среди них *Lomatogonium rotatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Polygonum humifusum*, *Tephroseris palustris* и адвентивные виды — *Cerastium holosteoides*, *Puccinellia distans*, *Amoria repens*.

Авторы выражают глубокую благодарность З. Г. Улле (Институт биологии Коми НЦ) за подтверждение правильности определения ряда видов и помощь, оказанную в определении видов некоторых трудных таксономических групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акульшина Н. П., Шушпанникова Г. С., Новаковская Т. В., Познянская Л. В. Синантропное изменение флоры на антропогенных местообитаниях в тайге и тундре европейского Северо-Востока // Флора антропогенных местообитаний Севера. М., 1996. С. 31—54.

Атлас Арктики. М., 1985. 204 с.

Григорьев А. А. Геология и рельеф Большеземельской тундры и связанные с ними проблемы // Тр. Северной науч.-промысл. экспедиции. Вып. 22. М., 1924. 64 с.

Груздев Б. И. Антропогенная трансформация видового состава растительных сообществ Большеземельской тундры // Эколого-ценотическое и флористическое изучение фитоценозов европейского севера СССР: Тр. Коми филиала АН СССР. № 82. Сыктывкар, 1987. С. 58—66.

Кременецкий К. В., МакДональд Г. М., Галабала Р. О. и др. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 10—25.

Кулик Н. А. О песках Печорского края // ДАН СССР. 1928. № 9. С. 156—158.

Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. Восстановление растительного покрова на площадках буровых скважин в Большеземельской тундре // Флора антропогенных местообитаний Севера. М., 1996. С. 55—79.

Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. Формирование вторичных растительных сообществ на площадках нефтегазоразведочных скважин // Сибирский экологический журнал. 1998. № 3-4. С. 275—284.

Ливеровский Ю. А. Геоморфология и четвертичные отложения северных частей Печорского бассейна: Тр. Геоморфологического ин-та. Вып. 7. Л., 1933. С. 5—74.

Мартыненко В. А., Железнова Г. В., Гецен М. В. и др. Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система. Сыктывкар, 1987. 24 с. (Сер. препринтов «Науч. доклады» / Коми филиал АН СССР; Вып. 166).

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Сергиенко В. Г. Флора полуострова Канин. Л., 1986. 147 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Рус. изд. СПб., 1995. 992 с.

Институт биологии
Коми научного центра УрО РАН
Сыктывкар
E-mail: tundra@biology. komitex

Получено 25 VI 1997

SUMMARY

The local flora of the Ortina river right-bank in the west of the Bolshezemelskaya tundra was studied. The total list of vascular plants includes 237 species. Of them three species (*Listera cordata*, *Festuca sabulosa*, *Rubus idaeus*) were found for the first time in the Bolshezemelskaya tundra and 27 species — for the first time in the western part of the Bolshezemelskaya tundra. The local flora was referred to as the southern hypoarctic flora in accordance with its systematic structure and relationship among geographical groups.

УДК 581.526.426 (470.22)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© А. Т. Загидуллина, М. Ю. Тиходеева

СТРОЕНИЕ ДРЕВОСТОЯ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКОВ КАРЕЛИИ

A. T. ZAGIDULLINA, M. YU. TIKHODEEVA. STAND STRUCTURE IN LICHEN-MOSS PINE FOREST IN KARELIA

При анализе строения одновозрастных древостоев лишайниково-зеленомошных сосняков использован нестандартный показатель: объем кроны, определяемый через ее протяженность и длину ветвей. В отличие от традиционных кумулятивных показателей древостоя (объема и площади сечений стволов) объем кроны является динамическим показателем и отражает текущие условия роста дерева. Показано, что зависимость суммарного объема крон от плотности древостоя в молодых сосняках линейна, а в сосняках старше 45 лет аппроксимируется квадратичным полиномом. Максимальные значения полинома соответствуют контагиозным древостоям, для которых характерен широкий диапазон варьирования размера кроны. На основании распределения суммарной площади сечения крон по высоте древостоя проанализировано заполнение кронами пространства сообщества.

Ключевые слова: формирование древостоя, локальная плотность, полог, объем кроны.

В лесных экосистемах пространственное перераспределение основных абиотических факторов в значительной мере зависит от размеров и размещения деревьев, что обусловливает влияние древостоя на организацию и функционирование остальных компонентов фитоценоза (Ипатов, Герасименко, 1988; Kuuluvainen et al., 1993, и др.). Функционирование древостоя в экосистеме определяется его строением — видовым составом, возрастной структурой, размерами особей, размещением их в пространстве и др. Важную роль в формировании древостоя играют конкурентные взаимодействия. Конкуренция в древостоях неоднократно служила поводом для исследований. Изучение конкурентных взаимоотношений, а также построение моделей древостоев проводились на 2 уровнях организации древостоя: на уровне дерева при учете размещения особей (Ипатов, 1968, 1969, 1970; Weiner, 1984; Pendrige, Walker, 1986; Ястребов, 1988; Arriaga et al., 1988; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Разжевайкин, 1991; Stoll et al., 1994; Peterson, Squiers, 1995; Grace, Platt, 1995, и др.) и на уровне насаждения в целом (Harper, 1977; Антанайтис, 1983; Усольцев, 1985, 1987, 1988; Уткин и др., 1988; Knox et al., 1989; Лебков, 1991; Condit et al., 1994; Monserud et al., 1996, и др.). В указанных исследованиях, проведенных для насаждений, средние и суммарные морфометрические показатели стволов и фитомасса отдельных фракций древостоя служили моделируемыми параметрами; в качестве независимых переменных использовались компоненты, определяющие наибольшие доли варьирования зависимых показателей: возраст, плотность (густота) насаждения, а также его бонитет, который, согласно В. С. Ипатову, Г. Г. Герасименко (1988), в значительной мере зависит от набора экотопических факторов. Поскольку все исследованные нами древостои расположены в выравненных экотопических условиях, мы сочли возможным исключить бонитет насаждения из списка независимых переменных и сосредоточить свое внимание на двух оставшихся — возрасте и плотности древостоя.

В качестве базовых единиц моделирования чаще всего используются морфометрические параметры ствола, которые, согласно В. А. Усольцеву (1985, 1988), J. L. Harper (1977), являются интегральными показателями роста дерева, кумулятивной оценкой условий его произрастания в течение всего онтогенеза. Тем не менее важный компонент условий роста деревьев — ценотическая обстановка может существенно изменяться на протяжении их жизни. Для оценки изменений ценотических условий, происходящих в древостоях с возрастом, необходимо выявить параметры дерева, аккумулирующие его реакцию на условия среды за некоторый, сравнительно небольшой промежуток времени. Такими параметрами, согласно Усольцеву (1985), могут служить фракции ветвей и хвои, образующие крону, так как они существуют в течение довольно ограниченного периода и, таким образом, аккумулируют реакцию дерева на текущую обстановку в древостое. Но, к сожалению, учет фитомассы фракций, составляющих крону, весьма трудоемок, в связи с чем получение таких данных для большого количества деревьев практически нереально. В качестве интегрального показателя текущей обстановки мы предлагаем использовать объем крон, поскольку он определяется через их общую протяженность и площади сечения на разной высоте, которые в свою очередь зависят от параметров побеговых систем, слагающих кроны.

При изучении роли ценотического фактора J. Weiner (1984), P. Stoll, J. Weiner, B. Schmid (1994) и другие авторы отдают предпочтение моделям, реализуемым на уровне отдельных особей. Тем не менее модели, построенные на уровне насаждений, более удобны для исследования особенностей разных ценотических состояний для древостоев в целом. Кроме того, они имеют существенно меньшее количество учитываемых параметров, что упрощает вычисления и практическое использование моделей. Но в связи с неоднородностью распределения особей по площади естественных насаждений оценка плотности древостоя, даваемая для крупных пробных площадей, может неадекватно отражать ценотические условия. Усольцев (1985, 1987) предлагает исследовать параметры древостоев с учетом группового распределения особей путем визуального выделения групп в пределах пробной площади. Б. А. Кравцов, Л. И. Милютин (1981), L. Arriaga, M. Franco, J. Sarukhan (1988) показали возможность выделения групп особей в древостоях с помощью кластерного анализа. Мы попытались снизить влияние неоднородности сложения древостоя путем использования пробных площадей, сопоставимых с размерами групп: размер такой пробной площади для каждого вида, по всей видимости, должен быть предметом специального изучения. Близкое по крайней мере к случайному размещение особей в пределах такой пробной площади позволяет, согласно В. Г. Суховольскому (1996), использовать для характеристики конкурентной обстановки в древостое его густоту (локальную плотность). В данной работе в качестве зависимых характеристик мы использовали средние и суммарные параметры полога древостоя (площадь проекций и объем крон), а также (для сравнительного анализа) параметры стволов древостоя; независимыми переменными послужили локальная плотность древостоя и его возраст.

Материалы и методы

Объектом наших исследований являются сосняки лишайниково-зеленомошные, одновидовой древостой которых имеет естественное происхождение и состоит из нескольких поколений *Pinus sylvestris*,[1] в напочвенном покрове преобладают синузии кустистых лишайников (родов *Cladina* и *Cladonia*) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*). Среди кустарничков преобладают *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*. Данные сообщества сформированы на подзолисто-иллювиальных песчаных почвах. Материал собирали в течение полевых сезонов 1994—1996 гг. в районе Северного Приладожья. Для исследования древостоя использовали пробные площади с исходными размерами 30 × 30 м и каймой шириной около 8 м (всего описано 20 пробных площадей и около 4000 особей сосны обыкновенной). Координаты деревьев фиксировали относительно узлов сетки с ячейкой 5 × 5 м. Для каждого дерева измеряли высоту, диаметр ствола на высоте 130 см, производили съемку горизонтальной и вертикальной проекций кроны (вертикальную проекцию определяли в направлении наибольшей асимметрии кроны с помощью кронoмера Кондратьева). Возраст измеряли путем взятия кернов. Для того чтобы учесть сложность конфигурации реальной кроны и вычислить ее параметры, мы приняли следующие допущения: 1) горизонтальная проекция кроны принимается за многоугольник; 2) вертикальная проекция может быть получена путем замеров относительной длины ветвей на всем протяжении кроны.

Таким образом, крона в пространстве представляется как серия прямоугольных призм: основание каждой призмы подобно горизонтальной проекции кроны, а площадь основания пропорциональна квадрату относительной ширины кроны на данной высоте. Коэффициенты пропорциональности вычисляются на основании вертикальной проекции кроны:

$$K_j = \frac{R_j \cdot \pi}{S_0}, \qquad (1)$$

где S_0 — площадь горизонтальной проекции кроны, R_j — ширина кроны на j-й высоте, K_j — коэффициент пропорциональности для j-й высоты. При учете этих допущений можно рассчитать объем кроны и площадь ее проекции на любой высоте. В качестве одного из возможных подходов к изучению вертикального строения полога мы предлагаем рассматривать высотное распределение суммарной площади сечения крон, отражающее характер заполнения кронами пространства сообщества. Суммарная площадь сечения крон на любом уровне высоты древостоя рассчитывается следующим образом:

$$S_h = \sum_{i=1}^{n} S_{hi}, \qquad (2)$$

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны согласно сводке С. К. Черепанова (1995).

ТАБЛИЦА 1

Средние показатели старшего поколения древостоев

Показатели	Возраст древостоя, лет			
	25—40	45—60	70—90	120—140
Объем крон, $м^3$	21.39	25.90	58.50	120.71
Сумма площадей сечений ствола, $м^2$	10.05	14.42	18.46	13.76
Диаметр ствола, см	8.21	15.91	22.86	34.35
Средняя плотность насаждения, шт./га	1450	745	534	175

где h — уровень высоты, S_{hi} — площадь сечения кроны i-го дерева, n — количество особей. Суммарный объем крон древостоя может быть рассчитан по формулам:

$$V_{\text{кр}} = \sum_{h=1}^{H} dh \cdot S_h = \sum_{h=1}^{H} \sum_{i=1}^{n} dh \cdot S_{hi}, \tag{3}$$

где dh — шаг высоты, H — максимальная высота древостоя. При обработке полученных данных использовали корреляционный и регрессионный анализы. Подбор аппроксимирующих уравнений производили по максимальному коэффициенту детерминации.

В целях более детального анализа закономерностей формирования крон отдельных особей и полога в целом в работе были использованы данные детального изучения крон 31 модельного дерева. При изучении крон деревьев из возрастных диапазонов 25—40, 45—60 и 120—140 лет, принадлежащих к размерным классам, наиболее широко представленных в древостое, были получены данные о возрасте кроны, числе мутовок, числе приростов, их длине (средней и суммарной по разным порядкам ветвления), средней (на мутовку), суммарной по кроне массе хвои и др.

При анализе горизонтального строения древостоя Усольцев (1985), T. Kuuluvainen (1994), K. Syrjanen, R. Kalliola, A. Puolasmaa, J. Mattson (1994) обращали внимание на неравномерное (групповое) сложение сосняков, произрастающих на песчаных почвах. В целях соблюдения по крайней мере случайного характера распределения особей по площади при анализе влияния плотности древостоя на его продукционную структуру возникла необходимость выявления масштаба, сопоставимого с размерами группы. На основании визуального анализа карт распределения особей по площади мы сочли возможным остановиться на размерах пробной площади 15 × 15 м.

Древостои исследуемого района большей частью имеют довольно сложную возрастную структуру — в них одновременно представлены несколько генераций особей. Работы проводили в древостоях, старшее поколение которых имеет возраст 25—40 лет, 45—60, 70—90 и 120—140 лет (табл. 1). Поселение последующих генераций, по-видимому, происходило достаточно постоянно, но в основном «вспышками», что позволило разбить совокупность особей на условные поколения и провести анализ их параметров.

Результаты и обсуждение

Особенности строения древостоя при разной локальной плотности

Исследуя старшее поколение древостоя, мы приняли допущение, что последующие поколения не оказывают на него значимого влияния. С учетом этого мы проанализировали значения некоторых параметров древостоя: средних и суммарных площадей

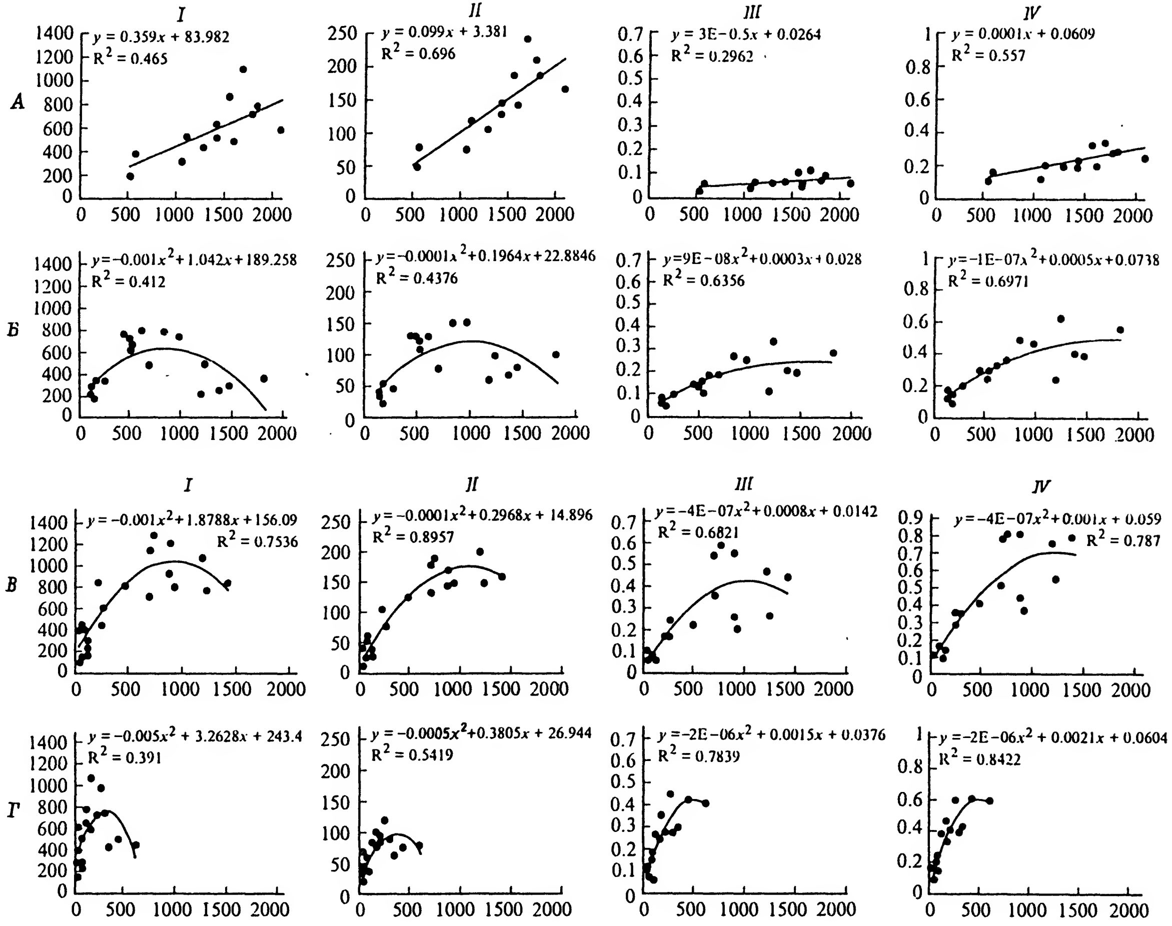


Рис. 1. Зависимость суммарных параметров древостоя от его плотности.

Возраст древостоя, лет: *А* — 25—40, *Б* — 45—60, *В* — 70—90, *Г* — 120—140. По осям абсцисс — плотность древостоя, шт./га. По осям ординат: *I* — суммарный объем крон, м^3; *II* — суммарная площадь крон, м^2; *III* — суммарный объем стволов, м^3; *IV* — суммарная площадь стволов, м^2.

сечения стволов, объема стволов, площади и объема крон старшего поколения при разных значениях его локальной плотности. Выбор именно этих, наиболее информативных признаков древостоя был основан на анализе коэффициентов линейной корреляции набора показателей особи (высота дерева, диаметр ствола, приросты по высоте и диаметру, объем, радиус проекции и протяженность кроны) с рядом других характеристик кроны, полученных при изучении крон модельных деревьев. Наибольшая сила связи с такими характеристиками кроны, как общая масса хвои, суммарная длина и число приростов по кроне, суммарная длина приростов разных порядков, число ветвей, средняя масса хвои на мутовку, была выявлена для диаметра ствола +0.73—+0.97, объема кроны +0.81—+0.91 и площади ее проекции +0.72—+0.83.

Согласно полученным результатам, при фиксированном возрасте зависимость суммарных параметров старшего поколения древостоя ($Sum(Y)$) от его локальной плотности (x) может быть аппроксимирована квадратичным полиномом:

$$Sum(Y) = a_1 + a_2x + a_3x^2. \tag{4}$$

Характеристика уравнений, полученных для древостоев разного возраста, приводится на рис. 1. Коэффициент a_2 выражения (4) имеет тенденцию увеличиваться с возрастом древостоя для всех исследуемых параметров. Степень нелинейности, определяемая модулем коэффициента a_3, также увеличивается для всех параметров с возрастом древостоя, при этом для древостоев 25—40 лет суммарные показатели практически прямо пропорциональны их плотности ($a_3 = 0$), а для древостоев 45—60 лет и более старых коэффициент a_3 отличен от 0. Форма аппроксимации позволяет выявить для древостоев старше 45 лет такую плотность, при которой происходит перегиб полинома, т. е. $f(x) \to \max$. Следовательно, при этой локальной плотности суммарный параметр, для которого строится зависимость, принимает максимальные значения; снижение значений данного параметра при большей плотности, по всей вероятности, обусловлено увеличением ценотической напряженности. С возрастом происходит снижение значений локальной плотности, при которой выявляется перегиб полинома.

Коэффициенты выражения (4), полученные для разных суммарных показателей древостоя, существенно различаются. Коэффициенты a_2 и a_3 по модулю увеличиваются в следующем ряду: суммарная площадь сечения стволов → суммарный объем стволов → суммарная площадь крон → суммарный объем крон (рис. 1). Нисходящую ветвь кривой, описываемой выражением (4), в пределах изученного промежутка значений плотности древостоя удалось выявить только для параметров полога — площади и объема крон; кривые для параметров стволов при высокой плотности выходят на «плато» (рис. 1). Таким образом, для древостоев старше 45 лет может быть выявлена локальная плотность, при которой суммарные параметры полога принимают максимальные значения. Уменьшение данных параметров при большей плотности, по всей вероятности, обусловлено ростом напряженности ценотической обстановки.

Разная чувствительность параметров крон и стволов к увеличению густоты древостоя объясняется принципиальными отличиями в их формировании. Ствол формируется вследствие непрерывного нарастания вторичной ксилемы; этот процесс необратим и происходит в течение всей жизни особи. Таким образом, объем и площадь сечений стволов — кумулятивные по времени показатели древостоя. Крона является более динамичной системой, отражающей напряженность ценотической обстановки, поскольку формируется в результате параллельно протекающих процессов отмирания и нарастания побеговых систем (Гельберг, Кузнецов, 1976; Трескин, 1983; Bertran, 1989; Ford, Ford, 1990). Соотношение этих процессов для каждой ветви определяется ее индивидуальным балансом ассимилятов, который зависит от пространственных координат ветви в кроне и окружающем древостое (Артемов 1976, 1981; Цельникер и др., 1993). Таким образом, формирование крон за счет двух разнонаправленных, но одновременно протекающих процессов отмирания и нарастания обусловливает нелинейность полученных зависимостей. При увеличении конкурентного давления на особь в ее кроне снижается интенсивность процессов нарастания и увеличивается отмирание, что ведет к уменьшению объема кроны, тогда как для ствола имеет место лишь снижение приростов по высоте и диаметру.

Различная чувствительность к плотности древостоя таких параметров кроны, как площадь проекции и объем крон, по всей видимости, обусловлена отличиями в их измерении. Площадь проекции кроны — это площадь многоугольника, углы которого соответствуют концам наиболее длинных ветвей, локализующихся, как правило, в нижней части кроны. Объем кроны определяется длиной ветвей по всей ее высоте и общей протяженностью кроны и, следовательно, является более адекватной и пластичной характеристикой особи. Суммарный объем крон аккумулирует реакцию деревьев на обстановку в древостое за некоторый, сравнительно небольшой, промежуток времени и отражает ценотическое состояние особей, слагающих насаждение.

Распределение особей по объему крон

Как показано выше, суммарный объем крон — показатель, наиболее чувствительный к изменению локальной плотности древостоя; нелинейный вид зависимостей побудил нас к более подробному изучению строения полога и состава древостоя по объемам крон. Для наиболее молодых, 25—40-летних древостоев нам не удалось выявить достоверной связи между их густотой и параметрами полога: какая-либо зависимость между средним объемом крон и локальной плотностью, по всей видимости, отсутствует. Для древостоев старше 45 лет нам удалось выявить нелинейное, но монотонное изменение среднего объема кроны с увеличением плотности, что позволило провести линеаризацию данной зависимости путем логарифмирования. Натуральный логарифм среднего объема кроны достоверно зависит от локальной плотности древостоя ($r^2 = -0.85$). Согласно нашим данным, зависимости для средних объемов крон ($\overline{V}$) от локальной плотности (x) древостоев старше 45 лет хорошо аппроксимируются экспоненциальными выражениями вида:

$$\overline{V} = a_1 \cdot \exp(a_2 x). \qquad (5)$$

В древостоях старше 45 лет средний объем крон с увеличением плотности древостоя снижается. Угол наклона кривой, т. е. «скорость» снижения среднего объема крон, с увеличением локальной плотности древостоя тем больше, чем выше значения коэффициентов a_1 и a_2. Оба коэффициента имеют тенденцию увеличиваться с возрастом древостоя, что можно интерпретировать как рост влияния ценотического фактора, проявляющийся в морфометрических параметрах полога.

Анализ распределений особей по объему крон в древостоях разной плотности позволил выяснить, за счет крон каких рангов происходит снижение среднего объема кроны с увеличением локальной плотности древостоя. Среди оценок полученных распределений наиболее показательными явились асимметричность, эксцесс и диапазон варьирования (табл. 2).

Для 25—40-летних древостоев распределения особей по объему кроны имеют ярко выраженный правосторонний характер (асимметричность принимает значения 2.68—3.35), поскольку 65—70 % особей имеют небольшие кроны (до 20 м^3) (табл. 2). При разных значениях плотности молодых древостоев не выявлено существенных отличий параметров распределений, за исключением увеличения эксцесса: от 6.21 при плотности древостоя 533 шт./га до 12.17 при плотности древостоя 2089 шт./га. В сосняках 45—60 лет с увеличением локальной плотности древостоя прослеживается существенное изменение параметров распределений: асимметричность изменяется от 2.21 (при плотности 178 шт./га) до 3.66 (1664 шт./га), а эксцесс — от 3.18 до 14.3. Как было показано выше, максимальный суммарный объем крон для сосняков 45—60 лет реализуется при плотности около 800—890 шт./га. В составе таких древостоев относительно велика доля особей с кронами объемом более 50 м^3 (44 %), тогда как представленность деревьев, объем крон которых не достигает 20 м^3,

ТАБЛИЦА 2

Параметры распределения особей в древостоях по объему крон

Возраст древостоя, лет	Плотность древостоя, шт./га	Средний объем кроны, м^3	Эксцесс	Асимметричность	Интервал
25—40	533	21	6.21	2.68	60
	1067	17	15.1	3.74	130
	1600	19	11.86	3.28	150
	2089	14	12.17	3.35	70
45—60	178	65	3.18	2.21	230
	756	37	3.19	1.83	220
	1244	16	4.82	2.41	75
	1644	10	14.3	3.66	35
70—90	89	290	−1.02	1.02	480
	622	92	5.5	2.3	440
	1200	48	6.56	2.73	180
120—140	89	340	0.99	1.34	520
	267	114	3.24	1.74	540
	533	32	5.04	2.38	320

составляет только 30 %. При увеличении плотности происходит сдвиг распределения в сторону преобладания деревьев с кронами объемом менее 20 м^3; их доля превышает 60 %, что находит свое отражение в увеличении асимметричности и эксцесса, а также значительном сужении диапазона варьирования. Снижение суммарного объема крон, по всей видимости, происходит именно за счет данного изменения характера распределений.

При анализе распределений, построенных для древостоев 70—90 и 120—140 лет, были выявлены такие же закономерности. При плотности, когда достигается максимум суммарного объема полога, весьма широк диапазон варьирования; в древостое велика доля особей с относительно крупными по объему кронами: в составе таких древостоев доля деревьев с кронами более 100 м^3 составляет от 72 % (для 70—90 лет) до 85 % (для 120—140 лет). При относительно высокой плотности древостоев, напротив, преобладают деревья с небольшими, менее 100 м^3 кронами — до 80—85 %. Вследствие этого распределение становится отчетливо правосторонним, что обусловливает его асимметричность, увеличение эксцесса и сужение диапазона варьирования (табл. 2).

Таким образом, для молодых (25—40-летних) сосняков не удалось обнаружить какой-либо зависимости характера распределения особей по объему крон от локальной плотности, в то время как для более зрелых древостоев характер данного распределения связан с плотностью. Это согласуется с результатами, полученными А. С. Аткиным (1984) при исследовании фракций фитомассы крон. В древостоях старше 45 лет максимальный суммарный объем полога достигается при высокой вариабельности особей, составляющих локальные участки древостоя, по размерам крон. При этом, как правило, значительную часть составляют деревья с относительно большими по объему кронами. Дифференцированность особей по объему крон в пределах одного поколения, вероятно, является следствием пространственной неоднородности условий их произрастания, возникающей вследствие группового сложения древостоя. В древостоях низкой плотности скопления деревьев, как правило, отчетливо выражены и расположены на некотором удалении друг от друга, что обусловливает неоднородность поступления ресурсов (например, светового потока) к особям, занимающим в группах разное (центральное или краевое) положение. При большой плотности древостоя имеет место смыкание групп, ведущее к выравниванию ценотических условий и соответственно к снижению дифференцированности древостоя по параметрам крон.

Высотное распределение суммарной площади сечений крон

Анализ высотного распределения суммарной площади сечений крон позволил охарактеризовать строение полога и заполненность кронами пространства сообщества в зависимости от возраста и плотности древостоя. В качестве оценок высотного распределения площади сечения полога наиболее показательными оказались асимметричность, эксцесс, а также значение высоты, на которой заполненность пространства кронами является максимальной. Как и при анализе распределений по объему крон, для древостоев 25—40 лет не удалось выявить существенных отличий в распределении заполненности при разных значениях плотности. Диапазон максимальной суммарной площади сечений крон расположен на высоте 4—6 м вне зависимости от густоты древостоя.

На основании анализа параметров распределения заполненности удалось показать, что строения полога древостоев старше 45 лет разной густоты существенно различаются. В 45—60-летних древостоях с увеличением густоты происходит смещение диапазона максимальной суммарной площади крон с 5—9 до 11—12 м, выражающееся в увеличении асимметричности от 0.73 до 1.41 и эксцесса от −1.23 до 0.49 (табл. 3). Сходное изменение характера распределений заполненности с увеличением локальной плотности выявлено для 70—90- и 120—140-летних древостоев: происходит увеличение эксцесса от −1.49 до −0.68 в 70—90-летних, от −1.77 до −1.42 в 120—140-летних древостоях, а также увеличение асимметричности от 0.54 до 0.96 в 70—90-летних древостоях, и от 0.03 до 0.56 в 120—140-летних. С увеличением плотности древостоя диапазон максимальной заполненности смещается к верхней границе полога: от 7—11 до 14—16 м для 70—90-летних древостоев и от 10—16 до 14—18 м для 120—140-летних.

Таким образом, анализ высотных распределений суммарной площади сечений крон, значений их среднего объема, а также распределений особей по объему крон позволил установить следующее: в древостоях моложе 40 лет не наблюдается существенного изменения характера распределений в зависимости от локальной плотности; в древостоях же старше 45 лет проявляется отчетливая зависимость между параметрами распределений (в том числе средним объемом крон) и плотностью насаждения. В последнем случае с увеличением густоты древостоя происходит экспоненциальное

ТАБЛИЦА 3

Параметры высотных распределений суммарной площади сечений крон

Возраст древостоя, лет	Плотность древостоя, шт./га	Эксцесс	Асимметричность	Интервал
25—40	533	1.74	1.76	189.36
	1067	−0.52	1.08	351.20
	1600	0.01	1.24	401.20
	2089	−0.13	1.17	462.58
45—60	178	−1.23	0.73	159.34
	756	−0.71	0.95	440.43
	1244	−0.44	1.09	304.68
	1644	0.49	1.41	260.02
70—90	89	−1.49	0.54	234.93
	622	−1.29	0.58	648.24
	1200	−0.68	0.96	591.96
120—140	89	−1.77	0.03	132.46
	267	−1.64	0.03	443.32
	533	−1.42	0.56	222.55

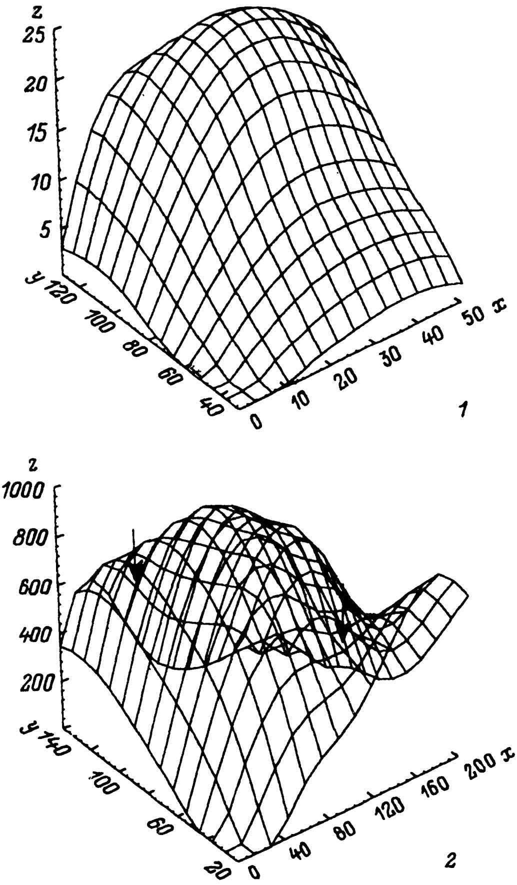


Рис. 2. Суммарные объемы стволов (*1*) и крон (*2*).

По осям *x* — число особей на пробной площади 30 × 30 м, шт.; по осям *y* — возраст древостоя, лет; по осям *z* — объем стволов (*1*) и крон (*2*) на пробной площади 30 × 30 м, $м^3$. Стрелками показаны зоны снижения суммарного объема крон древостоя.

снижение среднего объема кроны за счет сужения диапазона варьирования (дифференцированности особей по размеру кроны) при увеличении доли деревьев с относительно мелкими кронами. Выявлены различия в строении полога древостоев разной плотности: с увеличением последней уменьшается общая протяженность полога по высоте, диапазон максимальной заполненности смещается к верхней границе полога древостоя и становится более узким.

Изменение суммарных параметров с возрастом древостоя

Как было показано выше, суммарные параметры древостоя зависят от его локальной плотности и возраста. Значительные различия в характере зависимостей от плотности и возраста древостоя проявляются между суммарным объемом стволов и суммарным объемом крон. Для этих двух показателей по методу наименьших квадратов были построены трехмерные поверхности, отражающие зависимость суммарных параметров от возраста и плотности древостоя (рис. 2).

Анализ полученных трехмерных графиков показал, что суммарный объем стволов с увеличением плотности и с возрастом древостоя нелинейно, но практически монотонно увеличивается (рис. 2, *1*). Поверхность для суммарного объема крон имеет более сложную конфигурацию (рис. 2, 2). Как отмечалось выше, для древостоев старше 45 лет зависимость суммарного объема крон от плотности имеет вид параболы. Возрастное изменение суммарного объема крон также происходит не монотонно: в древостоях 45—60 лет наблюдается его некоторое снижение («седловина»); максимальных значений суммарный объем крон достигает в 80—90-летних древостоях.

Нами была предпринята попытка подбора уравнений с двумя переменными, которые аппроксимировали бы зависимости данных суммарных параметров древостоя от его плотности и возраста. Подбор аппроксимирующих уравнений производился через средние показатели древостоя (средний объем ствола и кроны). Как показано выше, зависимости указанных средних показателей ($\overline{Y}$) от локальной плотности (x) являются нелинейными, но монотонными. Это позволило провести их линеаризацию путем логарифмирования и подобрать уравнения аппроксимации вида:

$$\ln(\overline{Y}) = ax + bz + c, \qquad (6)$$

где z — возраст древостоя. Характеристика уравнений для объема стволов и крон приводится в табл. 4.

При преобразовании уравнения (6) для зависимостей суммарных показателей ($Sum(Y)$) от возраста (z) и локальной плотности древостоя (x) было получено следующее выражение:

$$Sum(Y) = x \cdot \exp(ax + bz + c). \qquad (7)$$

Сравнение коэффициентов детерминации для уравнений (5) показало, что зависимость для объема стволов аппроксимируется полученными выражениями с большей точностью ($R^2 = 0.94$), чем зависимость для объема крон древостоя ($R^2 = 0.87$). По всей видимости, это связано с тем, что ход возрастных изменений этих параметров древостоя существенно различается: суммарный объем стволов с возрастом монотонно увеличивается, тогда как суммарный объем крон изменяется не монотонно, снижаясь к 45—60- и 120—140-летнему возрасту, что и обусловливает трудность подбора аппроксимаций для объема крон. Поскольку данные аппроксимации можно признать удовлетворительными, то на основании значений частных коэффициентов корреляции (β) для возраста и плотности можно показать относительную степень связи данных факторов с параметрами продукционной структуры древостоя (табл. 4). Зависимость от времени для характеристик ствола оказалась существенно выше ($\beta_2 = 0.58$ при переменной «возраст»), нежели для характеристик крон ($\beta_2 = 0.31$). Напротив, роль ценотической напряженности, выраженная через плотность древостоя, более существенна для формирования полога ($\beta_1 = -0.64$ при переменной «плотность древостоя»), чем для роста стволов в древостое ($\beta_1 = -0.45$).

Выявленные различия временны́х и плотностных изменений суммарных параметров продукционной структуры древостоя, по всей видимости, обусловлены особенностями формирования стволов и крон. Как уже отмечалось выше, объем стволов аккумулирует приросты особей за время, равное продолжительности жизни изучаемого поколения древостоя, тогда как объем крон «накапливает» ответ деревьев на условия среды за сравнительно короткий период роста. Снижение суммарного объема

ТАБЛИЦА 4

Характеристика зависимостей средних логарифмированных объемов стволов и крон по древостою в целом (y) от плотности (шт./га) (x) и возраста (z) вида: $y = ax + bz + c$ (β — частный коэффициент корреляции)

Зависимый показатель (y)	R^2	Ошибка уравнения	a	β_1	b	β_2	c
Средний объем ствола (ln)	0.938	0.441	−0.0010	−0.45	0.020	0.58	−5.09
Средний объем кроны (ln)	0.871	0.530	−0.0012	−0.64	0.009	0.31	4.13

крон при условии непрерывного роста объема стволов, при увеличении плотности древостоя и в возрастных диапазонах 45—60 и 120—140 лет может быть обусловлено происходящим в пологе сдвигом баланса процессов нарастания и отмирания в сторону преобладания последних. И. Г. Серебряков (1962) обращал внимание на активное отмирание нижних ветвей кроны, начинающееся у сосны обыкновенной в возрасте 40—50 лет. Активизация процессов отмирания в кроне происходит на фоне увеличения напряженности ценотической обстановки. По всей вероятности, в густых древостоях смещение данного баланса в сторону отмирания происходит за счет высокой ценотической напряженности. В ходе дальнейшего развития древостоя (примерно с 60—70 лет) в пологе происходит постепенное смещение баланса в сторону процессов нарастания, что ведет к монотонному увеличению суммарного объема крон древостоя.

Заключение

Крона формируется в результате параллельно протекающих процессов отмирания и нарастания побеговых систем. Баланс этих процессов зависит от условий произрастания дерева и его возраста. Объем кроны, определяемый через протяженность кроны и длину ветвей по всей ее высоте, зависит от данного баланса и, таким образом, отражает текущие условия роста дерева.

Общий баланс происходящих в пологе процессов отмирания и нарастания отражается в суммарном объеме крон. В выравненных экотопических условиях данный баланс зависит прежде всего от ценотической обстановки. Следовательно, изменение объема полога отражает ценотическую напряженность. Снижение суммарного объема крон в возрасте 45—60 лет обусловлено, по всей видимости, ростом напряженности ценотической обстановки. При дальнейшем развитии древостоя происходит смещение баланса в сторону нарастания и увеличение объема полога.

Суммарный объем крон зависит от локальной плотности древостоя. В молодых сосняках (25—40 лет) данная зависимость практически линейна, а в более зрелых (старше 45 лет) древостоях зависимость объема полога от плотности не монотонна и может быть аппроксимирована квадратичным полиномом. Следовательно, для древостоев старше 45 лет выявляются такие значения плотности, при которых суммарный объем крон максимален; при большей плотности суммарный объем крон снижается. Максимум объема полога достигается за счет значительной доли деревьев с относительно крупными кронами и широкого варьирования особей по размерам крон, которое обусловлено групповой организацией древостоя. С увеличением плотности древостоя возрастает ценотическая напряженность и происходит смыкание групп особей, что приводит к значительному сужению диапазона варьирования, преобладанию деревьев с небольшими по объему кронами и снижению объема полога.

Строение полога и заполненность кронами пространства сообщества отражается в распределении суммарной площади сечения крон по высоте древостоя. Характер распределения суммарной площади сечений крон зависит от плотности древостоя: с ее увеличением протяженность полога снижается, а высотный диапазон, в котором локализуется максимальная площадь сечений крон, становится более узким и смещается к верхней границе полога.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антанайтис В. В. Моделирование производительности древостоев в целях мониторинга лесов // Моделирование и контроль производительности древостоев. Каунас, 1983. С. 6—8.

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. Сыктывкар, 1976. 56 с.

Артемов В. А. Морфогенез вегетативных побегов сосны // Экологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л., 1981. С. 12—43.

Аткин А. С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах. Красноярск, 1984. 134 с.

Гельберг М. Г., Кузнецов С. И. К построению математической модели динамики структуры кроны хвойных пород // Журн. общей биологии. 1976. Т. 37. № 2. С. 292—297.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя // Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 59—68.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 43—53.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие // Вестн. ЛГУ. 1970. № 3. С. 66—77.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Оценка жизненности деревьев и древостоев с помощью бонитировочных шкал // Вестн. ЛГУ. 1988. № 1. С. 32—38.

Кравцов Б. А., Милютин Л. И. Возможности применения многомерной классификации при изучении популяций древесных растений // Пространственно-временнáя структура лесных биогеоценозов. Новосибирск, 1981. С. 47—65.

Лебков В. Ф. Плотностная структура древесных ценозов сосны // Лесоведение. 1991. № 3. С. 3—13.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Суховольский В. Г. Моделирование роста деревьев и взаимодействия лесных насекомых с древесными растениями: оптимизационный подход: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1996. 31 с.

Трескин П. П. Структура скелетной части кроны и ее листового аппарата // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 181—186.

Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск, 1985. 191 с.

Усольцев В. А. О соотношении продуктивности древостоев и составляющих его биогрупп // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск, 1987. С. 168—173.

Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск, 1988. 253 с.

Уткин А. И., Рождественский С. Г., Гульбе Я. И. и др. Анализ продукционной структуры древостоев. М., 1988. 240 с.

Разжевайкин В. Н. Вопросы исследования структурированных экосистем посредством математического моделирования // Журн. общей биологии. 1991. Т. 52. № 6. С. 805—812.

Цельникер Ю. Л. и др. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Ястребов А. Б. Математическая модель роста дерева в древостое // Вестн. ЛГУ. 1988. № 17. С. 44—52.

Arriaga L., Franco M., Sarukhan J. Identification of natural groups of trees in uneven-aged forests using multivariate methods // J. Ecol. 1988. N 76. P. 1092—1100.

Bertran I. E. A. Size-dependent differential scaling the branches the mechanical design of trees revisited // Trees. 1989. Vol. 3. N 4. P. 241—253.

Condit R., Hubbel S. P., Foster R. B. Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest // Ecol. 1994. Vol. 75. N 3. P. 671—680.

Ford E. D., Ford R. Structure and basic equations of a simulator for branch growth in *Pinaceae* // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 146. N 1. P. 1—13.

Harper J. L. Polulation biology of plants. London, 1977. 892 p.

Grace S. L., Platt W. J. Effect of adult tree density and fire on the demography of pregrass stage juvenile longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) // J. Ecol. 1995. N 83. P. 75—86.

Knox R. G., Peet R. K., Christensen N. L. Population dynamic in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality // Ecol. 1989. Vol. 70. N 4. P. 1153—1166.

Kuuluvainen T., Pukkala T. Effect of scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings // Silva Fennica. 1989. Vol. 23. N 2. P. 159—167.

Kuuluvainen T., Pukkala T., Stenberg P. Below-canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling grouth in a boreal *Pinus sylvestris* stand // Scand. J. Forest Res. 1993. N 8. P. 313—325.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamic of boreal coniferous forest in Finland: a review // Ann. Zool. Fennici. 1994. N 31. P. 35—51.

Monserud R. A., Onuchin A. A., Tchebakova N. M. Needle, crown, stem and root phytomass of *Pinus sylvestris* stands in Russia // Forest Ecology and Management. 1996. N 82. P. 59—67.

Pendridge L. K., Walker J. Effect of neighbouring trees on eucalypt grouth in a semi-arid woodland in Australia // J. Ecol. 1986. N 74. P. 925—936.

Peterson C. J., Squiers E. R. Competition and succession in an aspen-white-pine forest // J. Ecol. 1995. N 83. P. 449—457.

Syrjanen K., Kalliola R., Puolasmaa A., Mattson J. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga // Ann. Zool. Fennici. 1994. N 31. P. 19—34.

Stoll P., Weiner J., Schmid B. Grouth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris* // Ecol. 1994. Vol. 75. N 3. P. 660—670.

Weiner J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecol. 1984. N 72. P. 183—195.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 14 III 1997

SUMMARY

Evenaged trees in lichen-moss pine forests were analysed, the crown volume defined on the basis of the crown extension and branch lengths was involved as a new character. Unlike traditional cumulative characters such as trunk volume or basal of area section, the crown volume is a dinamic character reflecting current conditions of the tree growth. In young pine forests, the dependence of total crown volume on trees density is linear, while in more than 45-years-old ones, this dependence is approximated with square polynom. Maximum values of the polynom correspond to contagious trees possessing wide variability in crown sizes. Based on the altitudinal distribution of the total square of crown sections, spatial crown distribution within the forest was analysed.

УДК 581.1:582.532 (261.243)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© О. А. Шерстнёва

ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ И ГАЗООБМЕН *POTAMOGETON PERFOLIATUS* (*POTAMOGETONACEAE*), ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА ЛИТОРАЛИ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

O. A. SHERSTNYOVA. PIGMENT APPARATUS AND GAS EXCHANGE IN *POTAMOGETON PERFOLIATUS* (*POTAMOGETONACEAE*) GROWING IN THE EASTERN LITTORAL ZONE OF THE GULF OF FINLAND

Проведены определения показателей газообмена и пигментных характеристик погруженного макрофита *Potamogeton perfoliatus*, произрастающего на участках литорали восточной части Финского залива, различающихся по степени замутненности воды. Обнаружено, что при повышении мутности воды происходит постепенное снижение интенсивности фотосинтеза и величин чистой продукции. На фоне этих изменений в листьях рдеста накапливается редко встречаемый красный каротиноид родоксантин (до 45 % от суммы каротиноидов). Возможно, накопление родоксантина является адаптационной чертой фотосинтетического аппарата рдестов, обеспечивающей их жизнедеятельность в условиях низкой освещенности.

Ключевые слова: погруженный макрофит, рдест, пигменты, родоксантин, фотосинтез.

Погруженным макрофитам, осуществляющим фотосинтез и создающим первичную органику в литоральной зоне, принадлежит важная роль в жизни водоемов. Все физиологические процессы растений этой экологической группы протекают под водой, и поэтому их развитие зависит прежде всего от условий, складывающихся в водной среде. Одним из основных факторов, определяющих распространение и продукционные возможности погруженной растительности, является прозрачность воды, влияющая на проникновение света в ее толщу. Поэтому при снижении прозрачности, определяемой количеством содержащихся в воде взвесей, сокращаются возможности для нормального фотосинтеза и роста погруженных макрофитов, что приводит к угнетению их вегетации.

Цель работы состояла в оценке влияния различной степени замутненности воды на состояние фотосинтетического аппарата листьев и продукционные показатели погруженного макрофита *Potamogeton perfoliatus* L., произрастающего в естественных условиях в восточном прибрежье Финского залива. Этот водоем был выбран для исследований не случайно: в связи со строительством нескольких портов и проведением гидротехнических работ на некоторых участках литорали создается сильное искусственное замутнение воды, которое оказывает существенное влияние на водную экосистему.

Материал и методика

Работы проводили с 20 июля по 22 августа 1997 г. на 4 участках литорали восточной части Финского залива, различающихся по степени замутненности воды (рис. 1). Нумерация участков дана в соответствии с увеличением мутности воды. Участок *№ 1* (контрольный) располагался в районе г. Приморска. Остальные (опытные) — в местах проведения дноуглубительных работ и в зонах их влияния: участок *№ 2* — около г. Высоцка на расстоянии 1 км от земснаряда; *№ 3* — в районе порта г. Выборга, куда сносился шлейф мутности; *№ 4* — в районе г. Высоцка в непосредственной близости от земснаряда. Характеристика исследованных участков представлена в табл. 1.

В качестве объекта исследований был выбран представитель семейства рдестовых *Potamogeton perfoliatus* L. — наиболее распространенный погруженный макрофит восточного прибрежья Финского залива, образующий густые заросли на литорали исследованных участков (до 60 экз./м^2). Во время проведения работ растения нахо-

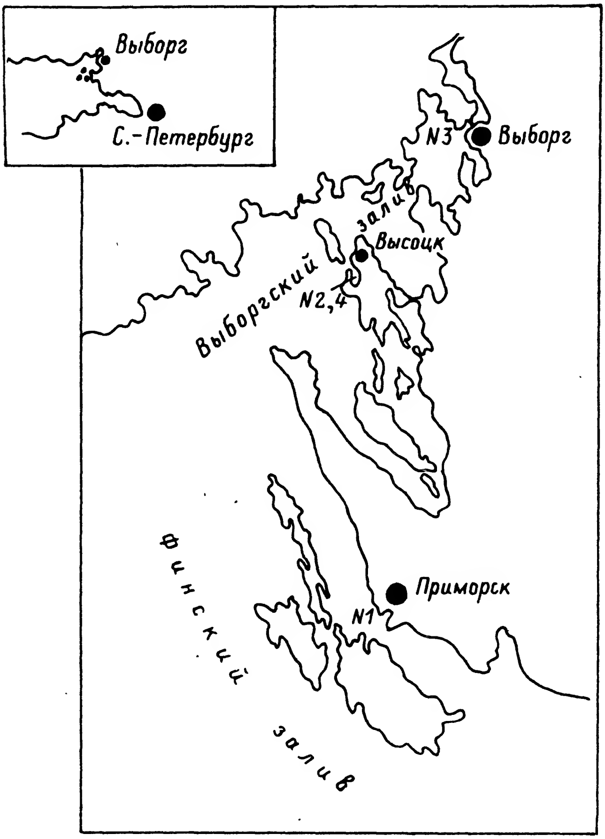


Рис. 1. Схема района проведения исследований. *№ 1—4* — участки литорали, на которых производился отбор проб (объяснение см. в тексте).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика участков литорали Финского залива в районах исследования

№ участка	Район исследований	Грунт	Глубина, м	Прозрачность, м	Температура воды, °С	Мутность, г/м^3	рН
1	Приморск	Песок с примесью гальки и гравия	2.0—2.5	2.0—2.5	+22	1.4	7.4—7.8
2	Высоцк, 1 км от земснаряда	То же	1.0—1.5	0.8—1.0	+19	11.0	6.6—7.1
3	Выборг	» »	1.0—1.5	0.8—1.0	+20	12.4	6.8—7.4
4	Высоцк, в районе земснаряда	» »	1.0—1.5	0.6—0.8	+19	16.3	6.6—7.1

Примечание. Прозрачность воды определялась по диску Секки.

дились в фазе цветения — начала плодоношения. Считается, что в этот период их фитомасса достигает максимальных величин за вегетационный сезон (Кокин, 1982).

Листья для опытов брали с разных глубин: 1) на контрольном участке: при определении продукционных показателей — с глубины 0.2 м, при определении пигментных характеристик — 0.2 и 1.2 м; 2) на опытных участках — только на глубине 0.2 м. Это связано с тем, что в мутной воде рдесты развивают кустистую верхушечную облиственную часть в верхнем, максимально освещенном слое воды, ниже листья практически полностью отмирают из-за недостатка света.

Мутность воды определяли как концентрацию взвешенных в воде веществ различной природы, которые оставались на бактериальном фильтре (диаметр пор 0.2 мкм). При оценке влияния различной степени мутности воды (т. е. различной освещенности) на продукционные показатели макрофитов использовали следующий методический подход: листья, взятые из верхнего слоя воды (0.2 м), помещали на различные глубины: на контрольном участке — 0.15, 0.5, 1.2 и 2.0 м; на опытных — 0.15 и 0.5 м. Время экспозиции было подобрано экспериментально и составило 1 ч. Измеряемые величины интенсивности фотосинтеза и дыхания, таким образом, отражают реакцию фотосинтетического аппарата листьев на изменение освещенности. По этим показателям проводили сравнение контрольного и опытных участков. Интенсивность фотосинтеза и дыхания определяли методом Винклера (Вознесенский и др., 1965; Покровская, 1976а). По разности интенсивностей фотосинтеза и дыхания рассчитывали количество кислорода (в мг), выделяемое в водную среду в процессе фотосинтеза (Покровская, 1976а). В гидроботанике этот показатель принято называть «чистой первичной продукцией» (Кокин, 1982). Определения проводили в ясную погоду при полном солнечном освещении; температура воды на всех глубинах различалась несущественно (табл. 1). Величины показателей газообмена листьев рдеста на контрольном участке принимали за 100 %.

Пигменты экстрагировали из живых растительных тканей чистым ацетоном (Пигменты..., 1964). Хлорофиллы определяли спектрофотометрическим методом, каротиноиды разделяли с помощью бумажной и тонкослойной хроматографии и количественно определяли спектрофотометрически или электрофотоколориметрически. Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы производили с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл *б* находится в ССК и, во-вторых, соотношение хлорофиллов *а*:*б* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Эксперименты проводили в 2-кратной повторности с интервалом в несколько дней. В каждом варианте опыта использовали по 2—3 параллельные пробы листьев. Результаты представлены средними арифметическими величинами, ошибка которых не превышала 10 %. Для доказательства различий между средними арифметическими применяли критерий достоверности Стьюдента. Степень зависимости вариации двух признаков оценивали по величине коэффициента корреляции.

Результаты и обсуждение

При определении характеристик газообмена листьев *P. perfoliatus* установлено, что на контрольном участке наибольшие величины (на глубине 0.5 м) интенсивности их фотосинтеза и дыхания (табл. 2) относительно невелики по сравнению с таковыми наземных растений и практически не отличаются от показателей, полученных для этого вида другими авторами, использующими метод Винклера (Астапович, 1972; Покровская, 1976а, б). Прослежена также зависимость интенсивности фотосинтеза листьев от условий освещения (табл. 2). В яркую солнечную погоду освещенность на поверхности воды превышала 100 клк, к глубине 0.15 м она снижалась незначительно. На этом горизонте фотосинтез был ниже, тогда как на глубине 0.5—0.6 м он достигал максимальной величины. При дальнейшем ослаблении освещенности с увеличением глубины интенсивность фотосинтеза постепенно снижалась, причем к глубине 1.5 м приурочена компенсационная точка. На глубине 2.0 м происходило дальнейшее снижение интенсивности фотосинтеза, при этом баланс становился отрицательным (табл. 2). Более низкие величины интенсивности фотосинтеза и дыхания на глубине 0.15 м, по-видимому, связаны с высокой интенсивностью света, подавляющей физиологические процессы. Подобная картина описана в литературе для многих объектов (Потапов, 1956; Покровская, 1976б) и скорее всего определяется тем, что для многих погруженных растений оптимум фотосинтеза наблюдается при освещенности 25—30 клк (Van et al., 1976; Лукина, Смирнова, 1988). Дыхание листьев на других глубинах практически не изменялось, и поэтому наибольшие величины чистой продукции (рассчитанной по кислороду) приурочены к глубине 0.5—0.6 м (табл. 2).

На опытных участках (табл. 2) наибольшие величины фотосинтеза листьев *P. perfoliatus* имели место уже в верхнем слое мутной воды (0.15 м), где поглощается от 90 до 98 % солнечной энергии (Воздействие..., 1997). К глубине 0.5 м на участке *№ 2* скорость фотосинтеза практически не изменялась, а на участках *№ 3* и *№ 4* снижалась на 20 и 40 % соответственно. На участке *№ 4* (характеризующемся

ТАБЛИЦА 2

Характеристика газообмена листьев *Potamogeton perfoliatus*

Исследуемый участок	№ участка	Глубина, м	Газообмен, мг O_2/100 мг сух. массы · ч		
			Фотосинтез	Дыхание	Фотосинтез – дыхание
Контрольный	*1*	0.15	0.80	0.34	0.46
		0.5	1.12	0.59	0.53
		1.5	0.62	0.58	0.04
		2.0	0.24	0.51	−0.27
Опытный	*2*	0.15	0.78	0.38	0.40
		0.5	0.77	0.39	0.38
	3	0.15	0.50	0.22	0.28
		0.5	0.40	0.20	0.20
	4	0.15	0.46	0.19	0.27
		0.5	0.22	0.19	0.03

Примечание. Величина «Фотосинтез – дыхание» характеризует чистую первичную продукцию (Кокин, 1982) наибольшей мутностью воды) к этой глубине приурочена компенсационная точка фотосинтеза. Интенсивность дыхания листьев на обеих глубинах (0.15 и 0.5 м) оставалась постоянной. Таким образом, при увеличении мутности воды от 1.4 до 16.3 г/м^3 происходило постепенное снижение показателей газообмена листьев рдеста на 30—70 %.

Продукционный процесс растений в первую очередь зависит от интенсивности их газообмена и косвенно определяется возможностями ассимиляционного аппарата. Одной из основных характеристик, обусловливающих способность листа к фотосинтезу, является состояние пигментного аппарата. Поэтому следующим этапом нашей работы было изучение пигментных показателей листьев рдеста в различных экологических условиях произрастания растений. Исследования в этом направлении представляются нам довольно важными, так как являются неотъемлемой частью эколого-физиологической характеристики вида и позволяют выявить адаптационные черты фотосинтетического аппарата, обеспечивающие жизнедеятельность растений при изменении природных факторов.

В листьях *P. perfoliatus*, взятых из верхнего слоя воды (0.2 м) контрольного участка, был обнаружен обычный для высших растений набор пигментов: хлорофиллы «*а*» и «*б*» (Хл *а*, Хл *б*), β-каротин, виолаксантин, лютеин, неоксантин и небольшое количество зеаксантина (7 % от суммы каротиноидов). Отношение Хл *а* : Хл *б* и доля хлорофиллов в ССК (% от их суммы) (табл. 3) являются обычными для светолюбивых растений.

Для листьев с глубины 1.2 м отмечены снижение суммы хлорофиллов, каротиноидов, отношения Хл *а* : Хл *б* и увеличение доли хлорофиллов в ССК, что характерно для наземных растений из местообитаний с низкой освещенностью (Maslova, Popova, 1993). Однако главное и совершенно неожиданное отличие листьев с глубины 1.2 м заключалось в том, что в них был обнаружен очень редко встречающийся красный ксантофилл родоксантин (11 % от суммы каротиноидов).

При увеличении мутности воды от 1.4 до 16.3 г/м^3, пигментный аппарат листьев рдеста приобретал черты «теневого» типа (Maslova, Popova, 1993): происходило снижение отношения Хл *а* : Хл *б* и увеличение доли хлорофиллов в ССК (% от их суммы) (табл. 3).

Наиболее существенные изменения в содержании пигментов наблюдались в группе каротиноидов (рис. 2). При увеличении мутности воды уменьшалось количество лютеина ($r = -0.93$) и виолаксантина ($r = -0.84$). Особенно интересно, что при этом (при уменьшении освещенности) наблюдалось интенсивное накопление родоксантина — до 45 % от суммы всех каротиноидов ($r = 0.94$).

Родоксантин, очень редко встречающийся в природе красный пигмент, считается неспецифичным каротиноидом для листьев высших растений и обычно рассматривается как каротиноид плодов. Однако впервые он был выделен Н. А. Монтеверде в 1893 г. именно из листьев одного их представителей семейства рдестовых *Potamoge-*

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофиллов в листьях *Potamogeton perfoliatus*

Исследуемый участок	№ участка	Глубина, м	Сумма хлорофиллов, мг/г сух. массы	Хл *а* : Хл *б*	Содержание хлорофиллов в ССК, % от суммы
Контрольный	*1*	0.2	9.9	3.7	47
		1.2	4.9	2.5	63
Опытный	*2*	0.2	6.0	2.7	59
	3	0.2	4.9	2.2	68
	4	0.2	9.0	2.9	57

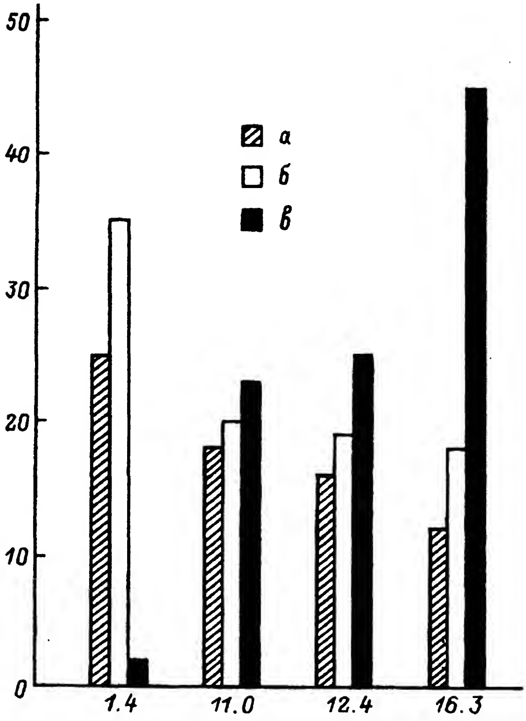


Рис. 2. Содержание каротиноидов в листьях *Potamogeton perfoliatus* в зависимости от степени мутности воды.

а — виолаксантин, *б* — лютеин, *в* — родоксантин. По оси абсцисс — мутность воды, г/м^3; по оси ординат — содержание каротиноидов, % от суммы.

ton natans L. (Монтеверде, Любименко, 1913). В последующие годы проводились исследования пигментного аппарата листьев рдестовых, но только в одной работе мы обнаружили сведения о наличии в листьях *P. perfoliatus* розовых каротиноидов (Мережко и др., 1971). Авторы не смогли идентифицировать выделенный пигмент как родоксантин. На наш взгляд, это может быть связано с недостаточно хорошим разделением каротиноидов при использовании метода бумажной хроматографии. Чтобы убедиться в том, что выделенный нами каротиноид действительно является родоксантином, были определены его спектры поглощения в различных растворителях, которые совпали с приводимыми для этого пигмента в литературе (Гудвин, 1954; Paech, Tracey, 1955).

Несмотря на то что родоксантин был открыт более 100 лет назад, публикаций, посвященных этому пигменту, крайне мало. В настоящее время установлено, что родоксантин содержится в листьях незначительного числа растений, принадлежащих к различным систематическим группам, и не выявлено никаких закономерностей в его распространении. Приуроченность накопления этого пигмента к особенностям экологических условий произрастания рассматривалась в единичных работах для некоторых хвойных растений (Czeczuga, Czerpak, 1987; Ida et al., 1991), однако авторы совсем не уделяли внимания биологической функции этого пигмента. Между тем на основании химического строения родоксантина можно предположить, что его функциональная значимость очень существенна. С одной стороны, являясь окисленным зеаксантином, родоксантин, возможно, имеет защитную функцию, подобно фотозащитной функции ксантофиллов, участвующих в виолаксантиновом цикле. С другой стороны, родоксантин поглощает свет в более длинноволновой области спектра по сравнению с другими каротиноидами (482, 510, 546 нм — в хлороформе). Причем необходимо подчеркнуть, что при 546 нм свет не поглощают ни остальные каротиноиды, ни хлорофиллы. Увеличение в воде мельчайших взвешенных частиц изменяет спектральный состав света, проникающего в водную толщу: в верхних слоях воды поглощается бóльшая часть коротко- и длинноволновых лучей, а в более глубокие слои проникают в основном лучи с длинами волн 500—600 нм (Довгий, 1975). Поэтому накопление родоксантина может носить адаптационный характер: этот пигмент может выполнять функцию дополнительной фотоантенны в специфических экологических условиях обитания растений.

Выявление факторов среды, способствующих синтезу и накоплению родоксантина, позволяет подойти к пониманию его функции, которая возможно неоднозначна. Так, для листьев *Criptomeria japonica* (L. fil.) D. Don и *Taxodium distichum* (L.) Rich.

показано, что ведущими факторами, стимулирующими синтез родоксантина, являются низкая температура воздуха и высокая интенсивность света (Ida et al., 1991). В нашей работе накопление родоксантина имело место в условиях повышенной мутности воды, т. е. при снижении освещенности. На основании этих данных можно предположить полифункциональность родоксантина в листьях высших растений.

Таким образом, в ходе исследований было установлено, что с уменьшением освещенности, вызванным искусственным замутнением воды, постепенно снижается интенсивность показателей газообмена листьев погруженного водного растения *Potamogeton perfoliatus*. В этих экологических условиях в листьях происходит накопление редко встречаемого красного каротиноида родоксантина. Учитывая то, что только этот пигмент поглощает свет в зеленой области спектра (в отличие от других каротиноидов и хлорофиллов), увеличение его содержания в листьях при снижении освещенности может носить компенсационный характер, увеличивая светособирающую способность фотосинтетического аппарата. Возможно, накопление родоксантина в неблагоприятных световых условиях является одной из особенностей фотосинтетического аппарата рдестов, которая обеспечивает их выживание в изменяющихся условиях освещенности, позволяя даже в очень мутной воде осуществлять положительный фотосинтез в верхних слоях воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астапович И. Т. Фотосинтез макрофитов в неглубоких водоемах // Тр. Белорус. НИИ рыбного хоз-ва «Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии». 1972. Т. 8. С. 88—97.

Воздействие на окружающую среду дноуглубительных работ (Изучение проблемы и решения) / Комиссия по экономическим и социальным вопросам для Азии и Тихого океана. СПб., 1997. 368 с.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965. 305 с.

Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. М., 1954. 396 с.

Довгий Т. Н. Проникновение солнечной энергии в воду на Байкале // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С. 349—353.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М., 1982. 162 с.

Лукина Л. Ф., Смирнова Н. Н. Физиология высших водных растений. Киев, 1988. 188 с.

Мережко А. И., Шиян П. Н., Стрелко Д. В. О каротиноидах рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7. № 5. С. 93—95.

Монтеверде Н. А., Любименко В. Н. Исследования над образованием хлорофилла у растений // Изв. Академии наук. Сер. 4. СПб., 1913. Вып. 4. О родоксантине и ликопине. С. 1105—1124.

Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л., 1964. 120 с.

Покровская Т. Н. О фотосинтезе макрофитов в озерах // Типология озерного накопления органического вещества. М., 1976а. С. 35—45.

Покровская Т. Н. Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов // Антропогенное евтрофирование озер. М.; 1976б. С. 17—44.

Потапов А. А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1956. Т. 7. С. 52—66.

Czeczuga B., Czerpak R. Different rhodoxanthin contents in the leaves of gymnosperms grown under various light intensities // Biochem. Syst. Ecol. 1987. Vol. 15. N 5. P. 531—533.

Ida K., Saito F., Takeda S. Isomers of rhodoxanthin reddish brown leaves of gymnosperms and effect of daylight intensity on the contents of pigments during autumnal coloration // Bot. Mag. Tokyo. 1991. Vol. 104. N 1074. P. 157—169.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York; London; Sydney etc., 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

Paech K., Tracey M. V. Modern methods of plant analysis. Vol. 3. Berlin; Gottingen; Heidelberg, 1955. 761 p.

Van T. K., Haller W. T., Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants // Plant Physiol. 1976. Vol. 58. N 6. P. 761—768.

Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства
Санкт-Петербург

Получено 30 X 1998

SUMMARY

Characteristics of gas exchange and pigment apparatus in *Potamogeton perfoliatus* L. from different parts of the littoral zone of the Gulf of Finland have been obtained. These parts of the coastal zone vary in the degree of water turbidity. It was found that the rate of photosynthesis and the values of net production are gradually reduced along with water-turbidity increases. These changes are also accompanied with the accumulation of rarely-occurring red pigment rhodoxanthin (up to 45 % of total carotenoids) in the leaves of *P. perfoliatus*. It is possible that the accumulation of this pigment is one of the adaptative features of photosynthetic apparatus, which ensures survival of *P. perfoliatus* under low light intensity.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.26(4)

© Н. И. Стрельникова, И. В. Макарова

НОВЫЙ РОД *COSCINORIMA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА УРАЛА

N. I. STRELNIKOVA, I. V. MAKAROVA. A NEW GENUS *COSCINORIMA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM CRETECEOUS DEPOSITS OF EAST SLOPE OF THE URALS

При изучении в СЭМ морфологии створок *Coscinodiscus sibiricus* выявлены новые признаки (строение и расположение двугубых выростов), не характерные для рода *Coscinodiscus*, что послужило основанием для выделения нового рода *Coscinorima*.

Ключевые слова: диатомовые, новый род, поздний мел, кампан.

В кремнистых породах кампана (диатомитах и диатомовых глинах) был описан новый вид *Coscinodiscus sibiricus* Streln. (Стрельникова, 1971 : 44, табл. II, *1*—*4*). Этот вид, один из наиболее крупных по размеру створок среди меловых диатомей, встречается, как правило, в виде обломков. Для изучения в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) пришлось выделить крупную фракцию, чтобы найти целые створки и подготовить материал по методике В. А. Николаева (1982). Микрофотографирование в JSM-35C JEOL осуществлено Л. А. Карцевой, за что авторы выражают ей свою признательность.

Полученные при изучении в СЭМ новые данные по морфологии створок показали, что этот вид имеет существенные отличия от рода *Coscinodiscus* Ehr.: почти сферическая форма панциря, наличие одного или нескольких центральных двугубых выростов, кольцо краевых и беспорядочно расположенных на створке двугубых выростов, грушевидная форма локулы. Эти признаки послужили основанием для выделения нового рода.

Род Coscinorima Streln. gen. nov.

Cellulae solitariae magnae, subsphaericae. Valvae rotundae valde convexae, cingulo lato conjunctae. Structura ex areolis minutis radialiter seriatis. Area centralis hyalina plus minusve distincta. Areolae loculares cribro exteriore, foramine parvo interiore. Locula pyriformis. Rimoportulae ad valvae marginem annulares, per valvam irregulariter dispersae, centro una vel aliquot aggregatae, apertura orbiculari margine incrassato facie exteriore apertae, facie autem interiore cylindrum altum apice complanatum et subinflexum, rima terminatum praebent.

Typus generis: *Coscinorima sibirica* (Streln.) Streln.

A *Coscinodisco* Ehr. rimoportularum dispositione distinguitur, qua nota Stellarimam Hasle et Sims in mentem revocat, sed ab hac rimoportulis marginalibus annulatim dispositis, parte vero faciali irregulariter dispersis differt.

Клетки одиночные, крупные, почти сферические. Створки круглые, сильно выпуклые, соединяются широким поясковым ободком. Структура из мелких ареол, расположенных радиальными рядами. В центре более или менее отчетливое гиалиновое поле. Ареолы локулярные с наружным крибрумом и маленьким внутренним фораменом. Локула грушевидной формы. Двугубые выросты образуют кольцо по краю створки, разбросаны беспорядочно по створке, а в центре имеется один вырост или их группа. Двугубые выросты открываются на наружной поверхности створки округлым отверстием с утолщенным краем, а на внутренней имеют вид высокого цилиндра со сплющенным и слегка отогнутым концом, заканчивающимся щелью.

Тип рода: *Coscinorima sibirica* (Streln.) Streln.

Систематическое положение рода *Coscinorima* не вполне ясно. Однако по морфологическим особенностям панциря описываемый род наиболее близок к представителям сем. *Stellarimaceae*. С родом *Stellarima* Hasle (Hasle, Sims, 1986) его сближает наличие центральных двугубых выростов и форма створки, но отличает присутствие краевого кольца двугубых выростов и беспорядочно расположенных двугубых выростов на створке. Остальные признаки: крупный тонкий почти сферический панцирь, соединение створок широким ободком, структура из мелких ареол в радиальных рядах, расположение и форма двугубых выростов — отличают новый род *Coscinorima* от родов *Coscinodiscus* и *Stellarima*. Наличие кольца двугубых выростов по краю створки, разбросанных по створке, и группы выростов в центре в какой-то мере сближает его с родом *Ethmodiscus* Castr. (Castracane, 1886; Round et al., 1990), однако последний имеет специфическое строение ареол и двугубых выростов, отличное от выростов *Coscinorima*.

Coscinorima sibirica (Streln.) Streln. comb. nov. — *Coscinodiscus sibiricus* Streln. (Стрельникова, 1971 : 44, табл. II, *1—4*; 1974: 64, табл. XI, *1—4а*, *б*).

Латинский диагноз вида приводится впервые, так как при первоописании он отсутствовал.

Valvae rotundae, valde convexae, fere hemisphaericae, 120—340 mkm in diam., cingulis latis (54—65 mkm latis) conjunctae. Areolae radialiter seriatae, 12—14 pro 10 mkm, seriebus longioribus, et abbreviatis, radiis hyalinis ad centrum directis terminatis interpositis. Cribrum exterius, porellis minutis, 6—7 pro 1 mkm, irregulariter dispositis. Foramen ca 0.7 mkm in diam. Rimoportulae marginales magnae, haud crebro annulatim dispositae, facie exteriore apertura orbiculari margine incrassato apertae, facie vero interiore cylindrum altum apice complanatum, rimam cingentem praebentes; per valvam aliquot irregulariter dispersae; centro una vel aliquot complanatae sunt (tab. I, *1—8*; tab. II, *1—8*).

Typus: Ural Cispolaris, fl. Sosva Borealis, diatomita et argillae diatomitae campani. In collectione Bacillariophytorum cathedrae Botanicae facultatis biologiae ac edaphologiae Universitatis Petropolitanae conservatur.

Species marina extincta. Creta Posterior, campanum — declive orientale partis Polaris et Cispolaris montium Uralensium.

Створки круглые, сильно выпуклые, почти полусферические, 120—340 мкм в диам., соединяются широкими поясковыми ободками, 54—65 мкм шир. Ареолы в радиальных рядах, 12—14 в 10 мкм, между длинных рядов имеются укороченные, оканчивающиеся гиалиновыми лучами, направленными к центру. Наружный крибрум с мелкими пореллами (6—7 порелл в 1 мкм), расположенными без особого порядка. Форамен около 0.7 мкм в диам. По краю створки кольцо редких крупных двугубых выростов, на наружной поверхности открывающихся округлым отверстием с утолщенным краем, а на внутренней имеющих вид высокого цилиндра со сплющенным концом, заканчивающимся щелью; отдельные выросты разбросаны по створке без особого порядка; в центре один вырост или несколько сплющенных выростов (табл. I, *1—8*; табл. II, *1—8*).

Тип: Приполярный Урал, р. Сев. Сосьва. Диатомиты и диатомовые глины кампана. Хранится в коллекции диатомовых водорослей кафедры ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета.

Морской вымерший вид. Поздний мел, кампан — восточный склон Полярного и Приполярного Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-48993 и 96-04-50812).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Стрельникова Н. И. Новые виды диатомовых водорослей из позднемеловых отложений восточного склона Полярного и Приполярного Урала // Новости сист. низш. растений. Л., 1971. Т. 8. С. 41—51.

Стрельникова Н. И. Диатомеи позднего мела. М., 1974. 202 с.

Castracane F. Report on the *Diatomaceae* collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Edinburgh, 1886. 178 p. (Rep. Sci. Res. Voy. «Challenger»; Botany. Vol. 2).

Hasle G. R., Sims P. A. The diatom genera *Stellarima, Symbolophora* with comments on the genus *Actinoptychus* // Brit. Phycol. J. 1986. Vol. 21. P. 97—114.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms, biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Санкт-Петербургский государственный университет
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VII 1998

УДК 582.772.3 : 551.782.13 (571.63)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© Б. И. Павлюткин

НОВЫЙ ВИД РОДА *AESCULUS* (*HIPPOCASTANACEAE*) В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

B. I. PAVLYUTKIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *AESCULUS* (*HIPPOCASTANACEAE*) FROM THE LATE MIOCENE OF PRIMORYE (RUSSIAN FAR EAST)

Приведены описание и изображения отпечатков листочков нового вида рода *Aesculus* из позднего миоцена Приморья (усть-суйфунская свита).

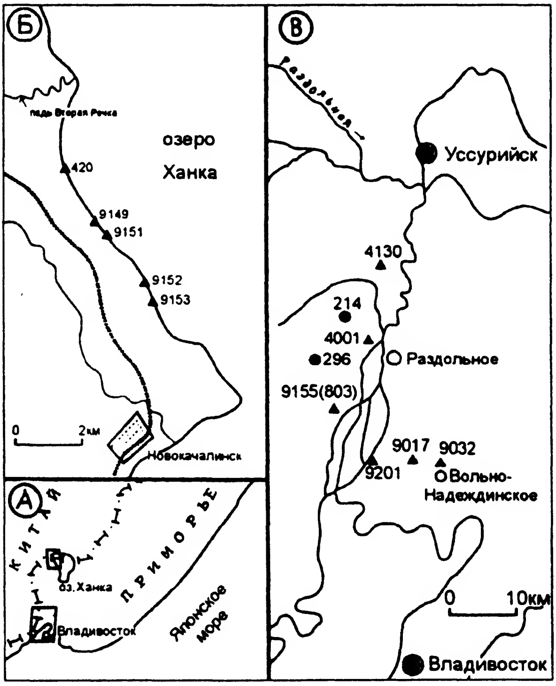
Ключевые слова: новый вид, поздний миоцен, *Aesculus*, Дальний Восток.

При обработке коллекции листовых отпечатков, собранной автором в 1996 г. из стратотипического разреза усть-суйфунской свиты (верхний миоцен) в Южном Приморье (т. 9201, см. рисунок, *A*, *B*) были обнаружены многочисленные отпечатки, напоминавшие на первый взгляд листочки *Juglans miocathayensis* Hu et Chaney (Hu, Chaney, 1940; tab. 11, fig. 1; tab. 12, fig. 9, 10). Однако при более тщательном изучении зубчатости, поведения боковых жилок вблизи края листочков, особенностей третичного жилкования и после консультации с И. А. Ильинской (БИН РАН) выяснилось, что в данном случае речь идет о листочках конского каштана, конвергирующих с некоторыми представителями ореховых (*Carya, Juglans*). Единичные экземпляры аналогичных отпечатков были обнаружены автором в других местонахождениях позднемиоценовой флоры (точки 9151А — Новокачалинск, 4130 — Тереховка, 9017 — Надеждинское-2, см. рисунок, *Б*, *В*).

Отпечатки плодов и листочков конских каштанов сравнительно редко встречаются в ископаемых флорах. На территории бывшего СССР они описаны из неогена Грузии (Чочиева, 1965), Закарпатья (Ильинская, 1968), Казахстана (Жилин, 1974), Приморья (Байковская, 1974). Находка в апшеронских отложениях Азербайджана ископаемого *Aesculus indica* Hook. (Баширов, 1964), по мнению Ильинской (1968 : 79), малодостоверна.

Места находок ископаемых остатков *Aesculus iljinskiae* в верхне-(средне-?) миоценовых отложениях Приморья.

А — общий вид, *Б* — западное побережье оз. Ханка, *В* — бассейн р. Раздольной.



За пределами бывшего СССР находки ископаемых остатков конских каштанов также немногочисленны. В шаньванской флоре Китая выделен вид *A. miochinensis* Hu et Chaney (Hu, Chaney, 1940 : 63, tab. 38, fig. 4, 5; tab. 39, fig. 1), сближаемый его авторами с современным *A. chinensis* Bunge. Однако отпечатки, включенные в протолог, кроме, быть может, образца 33 (tab. 39, fig. 1), отличаются от конского каштана редкими расставленными зубчиками и отчетливо краспедодромным окончанием боковых жилок и ответвлений от них и уж тем более от *A. chinensis* с его ланцетно-продолговатыми («ивовидными») частозубчатыми листочками. В третичных флорах Аляски отпечатки, отнесенные к *Hicoria magnifica* Knowlt., *H. antiquora* (Newb.) Knowlt. и к *Juglans picroides* Heer (Hollick, 1936, tab. 35, fig. 1, 2; tab. 36, fig. 1, 2; tab. 37, fig. 1, 2; tab. 38, fig. 6), являются листочками конского каштана. На это обратила внимание Ильинская (1968 : 79), предложив для типового материала *Hicoria magnifica* и *H. antiquora* новые комбинации *Aesculus magnifica* (Knowlt.) Iljinskaja и *A. antiquora* (Newb.) Iljinskaja соответственно.

Более достоверными являются находки на территории Японии. A. G. Nathorst (1888 : 6, 11) в составе неогеновых флор Хонсю выделил 2 вида листочков, подобных конскокаштановым (=«Aesculus-ahnliches»): а) *Aesculiphyllum majus* Nath. (tab. 1, fig. 3), вероятным современным аналогом которого, по его мнению, можно считать *Aesculus turbinata* Blume; б) *Aesculiphyllum minus* Nath. (tab. 2, fig. 9), похожий на современный *Aesculus chinensis*.

Для первого из них T. Tanai (1952 : 131), имея в виду образец Natnorst (1888, tab. 1, fig. 3), предложил новую комбинацию *Aesculus majus* (Nath.) Tanai, отметив, как и Nathorst, его сходство с современными представителями секции *Aesculus*, а позднее (Tanai, 1961 : 367) включил в его синонимику *Aesculiphyllum minus* (Nath.) Tanai. К аналогичному выводу в отношении типового материала Nathorst (1888) пришла затем Т. Н. Байковская (1974). Отпечатки листочков *Aesculus* отмечены в составе неогеновых флор Кореи (Huzioka, 1955, tab. 10, fig. 1, 2) и Японии (Tanai, 1961, tab. 28, fig. 1; tab. 29, fig. 4, 5; tab. 30, fig. 3; Tanai, Suzuki, 1963, tab. 22, fig. 7, 9; Huzioka, 1964, tab. 16, fig. 1, 2).

Листочки, обнаруженные в точках 9201, 4130, 9017, 9155А, отличаются от всех известных ископаемых видов, в том числе от типа *Aesculus majus*, более открытым углом отхождения боковых жилок, их поведением вблизи края листочков, отчетливо выраженными, вдавленными сверху третичными жилками истончающимися в середине интервала. Все это и послужило основанием для выделения их в качестве нового вида. Ниже приведено его описание.

Сем. *Hippocastanaceae*

Род *Aesculus* L.

Aesculus iljinskiae Pavlyutkin sp. nov.

(табл. I—IV)

Leaflets are 8—20 cm long and 3—9 cm wide, oblong-obovate, terminal ones are symmetric, lateral — with marked asymmetry; the apex is quickly contracted turning into short attenuate tip, the base is narrow-cuneate, symmetric or slightly unequalateral, the midrib is straight, to 1 mm thick in its lower part; the lateral veins (15—20 pairs) are opposite or alternative, parallel, in their lower part — straight, in the middle and upper parts — evenly curved diverging from the midrib at a right angle in the lower part and approximately 70° in the middle and upper parts, at the margin they abruptly became thin and curve upwards forming loops with above-placed vein and spreading their thin branches to the marginal teeth; the tertiaries (4—5 per 1 cm) are percurrent, straight or slightly curved, sometimes bifurcate, markedly thinned in the middle part of the interval; the margin is serrate with the exception of the base and tip; the teeth (4—5 per 1 cm of the margin) are slightly unequal with straight or prominent back (dorsum) and short straight upper side; the petioles are up to 1 cm length.

Holotype: leaflet imprint and contr-imprint, South Primorye, Razdolnaya River basin, Ust-Suifunskaja formation, Upper Miocene. Coll. FEGI 9201, 82, 82a; tab. I, *1*, *2*.

Листочки 8—13 см (до 20 — по реконструкции) дл. и 3—9 см шир., конечные — симметричные, боковые — с заметной асимметрией, продолговато-обратнояйцевидные с быстро сужающейся верхушкой, переходящей в коротко оттянутый кончик, и с равномерно суженным, нередко оттянутым основанием, клиновидным до узкоклиновидного у конечных листочков и неравнобоким — клиновидным на одной стороне и округло-клиновидным на другой — у боковых листочков.

Жилкование перистое, сеть жилок 1—3-го порядков отчетливо видимая, вдавленная сверху. Средняя жилка до 1.8 мм толщ. в нижней части самых крупных листочков. прямая и лишь у отдельных экземпляров слегка дуговидно изогнутая с желобком снизу. Боковые жилки параллельные в количестве 15—25 пар (в зависимости от размеров листочка), супротивные или очередные, отходят с неравными интервалами (наибольший шаг в верхней трети листочков), сгущаясь в основании и в кончике. Угол отхождения от прямого в основании до 70° в средней и верхней частях пластинки; в ее нижней части жилки на значительном протяжении почти прямые, а в средней и верхней частях более или менее равномерно дуговидно изогнутые с максимальной кривизной вблизи главной жилки и у края. При подходе к краю жилки внезапно истончаются (один из признаков рода *Aesculus*), резко изгибаются кверху, образуя отчетливо видимые (особенно в верхней части пластинки) аркообразные замыкания с вышерасположенной жилкой, к которым причленяются 1—2 небольшие дополнительные петли. От петель и арки отходят тонкие веточки в краевые зубчики. На участках разрежения вторичных жилок появляются редкие вставочные жилки, обычно короткие и лишь в единичных случаях достигающие 1/2 ширины полупластинки (табл. II, *1*).

Третичные жилки (4—5 на 1 см) прямые, чаще угловато-изогнутые, иногда вильчато расщепляющиеся, заметно истончающиеся в средней части интервала у конечных листочков и в меньшей степени — у боковых, субперпендикулярные или слегка косые по отношению к вторичным. Жилки более высоких порядков образуют сеточку с тетра- или пентагональными ячейками (табл. III, *1а*, *б*).

Край листочка зубчатый за исключением нижней 1/3 или 1/4 пластинки и самого кончика листочка, что усиливает сходство с представителями рода *Juglans*. Зубчики часто (до 5 на 1 см края) и равномерно расположенные, несколько неравные по размерам: более крупные, находящиеся как бы на продолжении боковых жилок, чуть притуплены, с выпуклыми сторонами (тип A1, по L. J. Hickey, 1973); дополнительные заострены с прямыми спинкой и верхней стороной (тип B2, там же). Черешочки до 1 см дл.

Голотип: отпечаток и потивоотпечаток бокового листочка. Южное Приморье, бассейн р. Раздольной, усть-суйфунская свита (лектостратотип), верхний миоцен. Колл. ДВГИ 9201. Обр. 82, 82а, табл. I, *1*, *2*.

Наши листочки заметно отличаются от таковых у известных ископаемых видов. От *A. hippocastanoides Iljinskaja* — интервалами и углами отхождения вторичных жилок, их искривленностью, степенью выраженности жилок 3-го порядка; от *A. majus* (Tanai, 1952) — гораздо бóльшими углами отхождения вторичных жилок в средней и верхней частях листочков, ровным краем, большей толщиной третичных жилок, характером окончания вторичных жилок; от *Aesculus* sp. (Жилин, 1974 : 61, табл. 40, фиг. 1, 2, рис. 36, *1*) — поведением вторичных жилок вблизи края и их равномерной изогнутостью; от *A. antiquora* — формой, густотой третичных жилок и их ориентировкой; от *A. magnifica* — формой листочков и четко выраженным истончением жилок 3-го порядка в средней части интервала.

Наибольшее сходство наши листочки обнаруживают с материалом Байковской (1974 : 86, табл. 20, фиг. 1—5; табл. 26, фиг. 11; табл. 29, фиг. 3, 4, 12, рис. 18) из усть-суйфунской свиты Южного Приморья (т. 803, см. рисунок), фигурирующим sub nom. *A. majus* (Nath.) Tanai. Скорее всего речь идет об одном и том же виде, но листочки *A. majus*, приведенные Байковской, как и *A. iljinskiae*, заметно отличаются от типа вида. Напомним, что Tanai (1952) предложил комбинацию *A. majus* (Nath.) Tanai, основываясь на образце Nathorst (1888, tab. 1, fig. 3).

Среди современных конских каштанов наибольшее сходство у нового ископаемого вида отмечается, по мнению Ильинской (письменное сообщение), с представителями секции *Calothyrsus* (Spach) K. Koch. Из видов, входящих в указанную секцию, в гербарии Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (VLAD) имеется материал только по *A. chinensis*, с которым у нового ископаемого вида наблюдается сходство по конфигурации зубчиков, поведению боковых жилок вблизи края. Вместе с тем у *A. chinensis* другая форма листочков, боковые жилки отходят под более острым углом, третичные жилки более тонкие и не обнаруживают утончения в средней части интервала, а кончик зубчатый. Возможно, сходство с другими представителями секции *Calothyrsus* более полное, но из-за отсутствия гербарного материала автор лишен возможности это продемонстрировать. Вид назван в честь палеоботаника И. А. Ильинской.

Местонахождения. Приморье, бас. р. Раздольной, усть-суйфунская свита, верхний миоцен, и западное побережье озера Ханка, слои с *Fagus chankaica*, средний (?) миоцен.

Материал. Колл. ДВГИ 9201-1, обр. 1—4, 6, 7, 11—15, 25, 36, 38, 64, 71, 82, 82а (голотип), 103, 107, 116, 122, 133, 133а, 149; кол. ДВГИ 4130, обр. 91; кол. ДВГИ 9017, обр. 331; кол. ДВГИ 9151А, обр. 118.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Баширов О. М. О находке *Aesculus indica* W. J. Hook в апшеронских отложениях Азербайджана // Докл. АН АзССР. 1964. Т. 20, № 11. С. 39—42.

Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974. 114 с.

Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л., 1968. 105 с.

Чочиева К. И. Род *Aesculus* в ископаемой флоре Грузии // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 12. С. 1721—1722.

Hickey L. J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 1. P. 17—33.

Hollick A. The Tertiary floras of Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 1936. N 182. 171 p.

Hu H. H., Chaney R. W. A Miocene flora from Shantung Province, China. P. I. // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1940. N 507. 82 p.

Huzioka K. Notes on some Tertiary plants from Korea // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Jap. N. S. 1955. N 19. P. 59—64.

Huzioka K. The Arial flora of Akita Prefecture, and the Aniai-type floras in Honshu, Japan // J. Min. Coll., Akita Univ. Ser. A. 1964. Vol. 3. N 4. P. 1—83.

Nathorst A. G. Zur Fossilen Flora Japan // Paleont. Abhand. 1888. Bd 4. H. 3. 56 S.

Tanai T. Des Fossiles vegetaux dans le bassin houiller de Nishitagawa, Prefecture de Yamagata, Japon (1) // Japanese Jour. Geol. and Geogr. 1952. Vol. 22. P. 119—135.

Tanai T. Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1961. Vol. 11. N 2. P. 199—298.

Tanai T., Suzuki N. Miocene floral of south-western Hokkaido, Japan // Tertiary floras of Japan. P. 2. 1963. P. 97—149.

Дальневосточный геологический институт ДВО РАН Получено 18 III 1998

SUMMARY

Description and images of a new species of the genus *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) from Late Miocene of Primorye (Ust'-Suifun formation) are given.

УДК 582.675 (479) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© **А. Н. Луферов, В. П. Серов**

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*)

A. N. LUFEROV, V. P. SEROV. A SYNOPSIS OF CAUCASIAN *CLEMATIS* (*RANUNCULACEAE*) SPECIES

Приведен конспект видов рода *Clematis* с указанием синонимики, типов и географического распространения по принятой для «Конспекта флоры Кавказа» форме; составлен ключ для их определения.

Ключевые слова: *Ranunculaceae*, *Clematis*, таксономия, распространение

По результатам изучения гербарных коллекций (LE, MHA, MOSM, MOSP, MW, VOR) и живых растений в естественных ценозах нами был составлен список видов рода *Clematis* флоры Кавказа. Для уточнения диагностических признаков таксонов также были проанализированы интродуцированные образцы из ботанических садов (Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Главного ботанического сада РАН, Московского государственного университета и Московской медицинской академии). За основу была взята система этого рода, предложенная M. Tamura (1987) с дополнениями В. П. Серова (1988). Географическое распространение приведено в соответствии с районированием Кавказа, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991).

Clematis L.

1753, Sp. Pl.: 543

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Побеги прямостоячие, травянистые или одревесневающие только при основании . . . . 2.
— Побеги лазящие при помощи черешков и черешочков, многолетние с одревесневающими стеблями . . . . 3.
2. Листья простые, почти сидячие или короткочерешковые, цельные, цельнокрайные, широколанцетные или широкояйцевидные. Цветки одиночные, иногда собраны

по 2—5, крупные (более 5 см в диам.), колокольчатые. Листочки околоцветника ланцетные, заостренные, темно-фиолетовые, синие или черно-пурпурные . . . . 4. *C. integrifolia.*

— Листья дважды перистосложные, черешковые, самые верхние и нижние нередко перисто-, тройчатосложные или простые. Цветки в метельчатом соцветии, мелкие (до 2.5 см в диам.). Листочки околоцветника отогнутые, узколанцетные, тупые, бледно-желтоватые или белые . . . . 3. *C. lathyrifolia.*

3. Цветки по 1—3, крупные (3—6 см в диам.), на длинных ножках. Листочки околоцветника темно-фиолетовые или пурпурные. Орешки плоские, густоволосистые. Стилодий короткий, голый, неопадающий . . . . 5. *C. viticella.*

— Цветки в многоцветковом цимозном соцветии, более мелкие. Листочки околоцветника иной окраски. Орешки яйцевидные. Стилодий длинный, перистоволосистый . . . . 4.

4. Листья перистосложные, зеленые. Листочки околоцветника с обеих сторон густобеловойлочные, тупые. Тычинки голые . . . . 1. *C. vitalba.*

— Листья дважды тройчато- или трижды тройчатосложные с мелкими сизовато-зелеными листочками. Околоцветник густоволосистый только по краю, его листочки острые. Тычиночные нити реснитчато опушенные . . . . 2. *C. orientalis.*

Sect. 1. *Clematis.* — Sect. *Flammula* DC. 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 138, p. p., nom. illegit. — Sect. *Vitalba* Spach, 1839, Hist. Nat. Veget. 7: 276. — Sect. *Flammula* ser. *Vitalbae* Prantl, 1888, in Engl. Botan. Jahrb. 9 : 260. — Sect. *Viticella* auct. non DC.: Крашенинников, 1937, Флора СССР, 7 : 316, p. p.

1. *C. vitalba* L. 1753, Sp. Pl.: 544.

Описан из Южной Европы.

ЗП; ЗК; ЦК: В.-Тер.; ВК: Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах. (Рис. 1).

Атл., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран, сев. Сирия); Сев. Африка.

Тип ареала: атлантическо-средиземноморский.

Примечание. На Кавказе известны 2 разновидности: var. *vitalba* с крупнозубчатыми, зубчато-надрезанными или перистолопастными, тонкими, обычно светло-зелеными и зелеными листочками (ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.), а также var. *integrata* DC. (1817, Reg. Veg. Syst. Nat., 1 : 139) с более крупными цельнокрайными, крупногородчатыми или с 1—3 зубцами листочками, толстоватыми, почти кожистыми, темно-зеленого цвета. Последняя разновидность обитает по всей кавказской части ареала вида.

Указания на распространение *C.vitalba* в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии, на островах тропической и субтропической зон Тихого океана (Kuntze, 1885 : 99—101) не могут быть приняты, так как автор включал в его состав несколько хорошо дифференцированных видов, например *C. brevicaudata* DC., *C. grata* Wall., *C. gouriana* Roxb. ex DC. и др.

Sect. 2. *Meclatis* (Spach) Tamura, 1967, Sci. Rep. Osaka Univ. 166, 2 : 32. — *Meclatis* Spach, 1839, Hist. Nat. Veget. 7 : 272. — Sect. *Flammula* ser. *Orientales* Tamura et ser. *Tanguticae* Tamura, 1956, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 16, 3 : 79.

2. *C. orientalis* L. 1753, Sp. Pl.: 543. — *Meclatis orientalis* (L.) Spach, 1839. Hist. Nat. Veg. 7 : 274.

Описан из Турции. Лектотип (Brandenburg et al., 1987): «*Flammula scandens*, apii folio glauco». Dill. 1732, Hort. Elth., t. 119, f. 145. (LINN W!).

Во «Флоре СССР» (Крашенинников, 1937: 322) ошибочно отмечается, что *C. orientalis* описан из Китая.

ЗП: Аз.-Куб. (вероятно одичавшее из культуры); ВП; ЦК; ВК; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ (кроме Ю. Караб.). (Рис. 1).

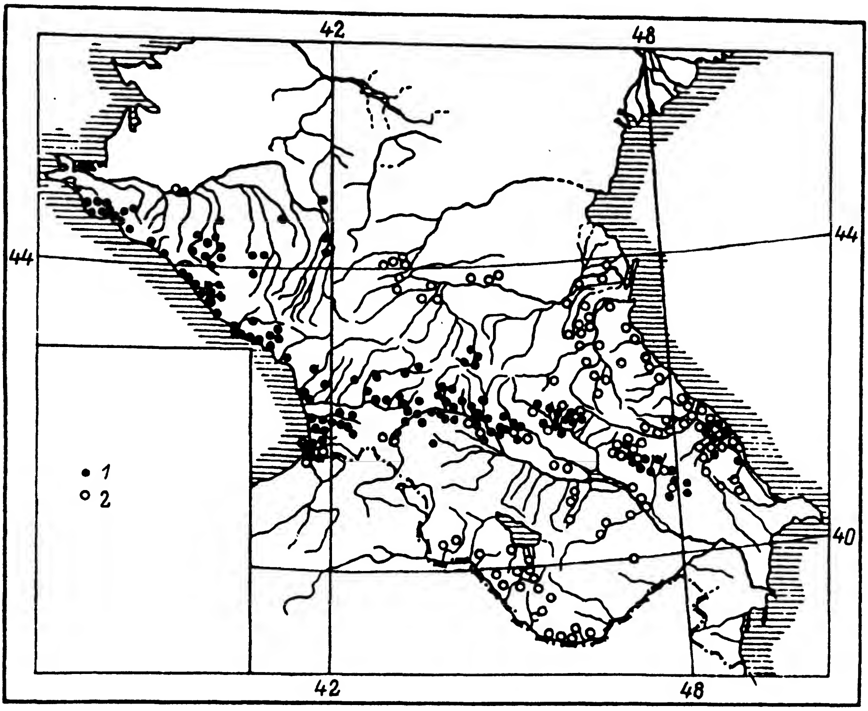


Рис. 1. Распространение на Кавказе *Clematis vitalba* (*1*) и *C. orientalis* (*2*).

Вост. Европа (побережье Азовского моря, Волгоградская и Астраханская области, Калмыкия); Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран), Ср., Центр. (Монголия, Китай), Южн. (Индия: провинция Джамму и Кашмир) Азия.

Тип ареала: древнесредиземноморский.

Указание для Вост. Азии (Кемулариа-Натадзе, 1966: 145), и в частности для Хабаровского края: «Khrebet Ket-Kap, E. Serowa and E. Ryschowa, 23» (NY) (Brandenburg et al., 1987: 124), требует уточнения.

Примечание. Для территории Дагестана (Вк: Ман.-Самур.) и Азербайджана (ВК: Кубин.) указывали (на гербарных этикетках) *C. glauca* Willd., который переопределен нами как *C. orientalis*. Как отмечал Н. А. Буш (1903: 113), у всех кавказских образцов данного вида стилодии не превышают 6 см, поэтому приводить для Кавказа *C. orientalis* var. *longecaudata* (Ledeb.) Boiss. (1864, Fl. Orient. 1: 4. — *C. longecaudata* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1: 3) с характерными более длинными стилодиями (6.5—9.0 см) нет никаких оснований.

Данный вид сильно варьирует по форме и величине листочков, степени их расчлененности, что послужило основанием для Н. А. Буша (1903) отказаться от признания внутривидовых таксонов, охарактеризованных по данной группе признаков. Для территории Кавказа (ВП; ЦК), по нашему мнению, можно наряду с типовой разновидностью признать лишь var. *acutifolia* Hook. f. et Thoms. Последней свойственны продолговатые, очень узкие (1—3 мм шир.) листочки и их доли.

Sect. 3. *Rectae* (Tamura) Serov, 1988, Бот. журн. 73, 12: 1739. — Sect. *Flammula* DC. 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. 1: 138, p.p., nom. illegit. — Sect. *Flammula* ser. *Rectae* Tamura, 1956, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 16, 3 : 81.

3. *C. lathyrifolia* Bess. ex Trautv. 1842, Delect. sem. Hort. Univ. Kiov. a. 1841; Bess. ex Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. Sect. 3 : 734, pro syn. *C. erecta* All. (=*C. recta* L.) — *C. pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky, 1894, Зап. Киев. общ. естествоиспыт. 12 : 220.

Описан по культивировавшимся в г. Кременце экземплярам, происходящим, по-видимому, с Украины. Тип: «Cult. Cremeneci. Herb. W. Besser» (LE).

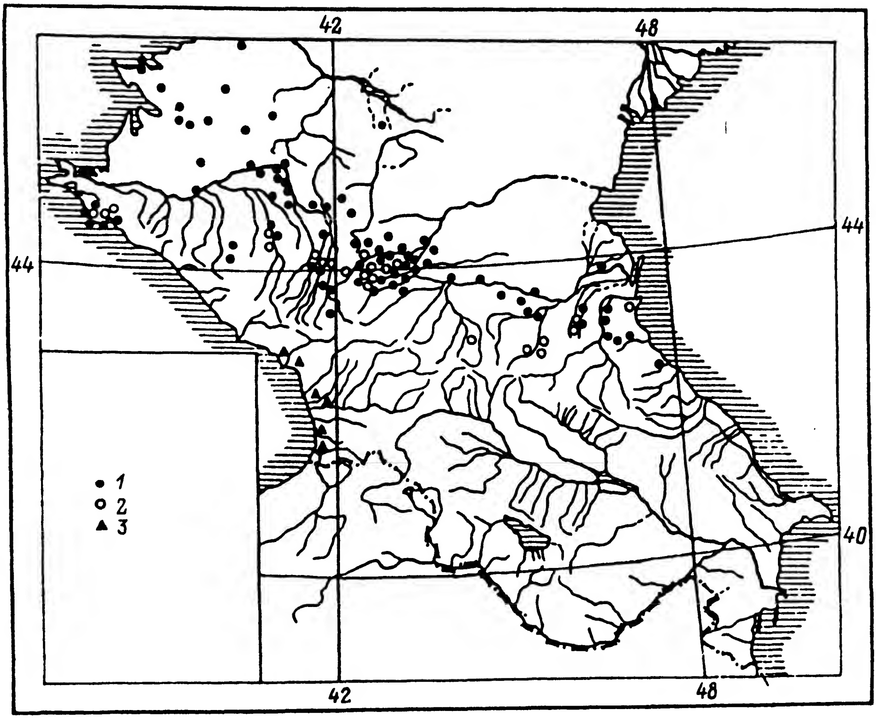


Рис. 2. Распространение на Кавказе *Clematis lathyrifolia* (*1*), *C. integrifolia* (*2*), *C. viticella* (*3*).

ЗП; ВП: В.-Ставр., Тер.-Сул.; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел. (Рис. 2).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа (степные и лесостепные районы европейской России и Украины).

Тип ареала: понтический.

Примечание. Из секции *Rectae* для Кавказа указывались еще *C. recta* L. и *C. flammula* L. (Липский, 1899; Буш, 1903; Крашенинников, 1937; Гроссгейм, 1950; Кемулариа-Натадзе, 1966), образцы которых были переопределены нами как *C. lathyrifolia*. У последнего вида простые листья, очень сходные с листьями *C. recta*, могут развиваться в нижних и верхних ярусах генеративного побега, а также у виргинильных особей. С этим, видимо, и были связаны отдельные ошибочные определения. Приводимая Н. Альбовым (1895) для Северо-Западного Закавказья (Анап.-Гел.) *C. flammula* var. *maritima* (non Boiss.) Albow («Анапа. № 145, 1893. Радде», LE) также соответствует *C. lathyrifolia*.

Sect. 4. *Integrifoliae* Serov, 1988, Бот. журн. 73, 12: 1740. — Sect. *Viorna* subsect. *Integrifoliae* Erickson, 1943, Ann. Miss. Bot. Gard. 30 : 35, nom. nud.

4. *C. integrifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 544 — *Viorna integrifolia* (L.) Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. Phaner. 7 : 270.

Описан по материалам из Венгрии и России. Лектотип (Brandenburg et al., 1997): «Herb. Clifford: 225, Clematis 1» (BM, iso- WAG).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Рис. 2).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев. (юг Зап. и Вост. Сибири), Ср. (Казахстан) и Центр. Азия.

Тип ареала: понтический.

Примечание. В состав этого вида O. Kuntze (1885) неоправданно включались также и американские виды ломоноса с простыми цельными листьями, таксономическая самостоятельность которых в настоящее время не вызывает сомнения (Erickson, 1943; Keener, 1967).

Sect. 5. *Viticella* (Moench) DC. 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 160, p. p. — *Viticella* Moench, 1794, Meth. Pl.: 296.

5. *C. viticella* L. 1753, Sp. Pl.: 543. — *Viticella deltoidea* Moench, 1794, Meth. Pl.: 296.

Описан из Средиземноморья.

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж. (Рис. 2).

Средиз. (от Испании до Греции); Юго-Зап. Азия (Турция).

Тип ареала: средиземноморский.

Примечание. Для Кавказа, а также Южной Европы, Малой Азии, Северной Америки Kuntze (1885) приводил *C. viticella* var. *normalis* Kuntze f. *leiostylis* Kuntze, который характеризовался наличием голого стилодия и почти голых тычиночных нитей. Анализ указанных признаков, а также их географического распространения привел нас к выводу, что этот автор включал в данный таксон более чем один вид. Причем для Америки *C. viticella* указывался им ошибочно.

Буш (1903) и Кемулариа-Натадзе (1966) предполагают, что этот вид на Кавказе имеет адвентивное происхождение.

Как отмечает Н. В. Чубатова (1991: 6), *C. viticella* представляет собой полукустарниковую лиану, которая «в более суровых условиях нередко принимает форму травянистых многолетников».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альбов Н. Материалы для флоры Колхиды с рисунками. Prodromus Florae Colchicae // Тр. Тифлис. бот. сада. СПб., 1895. Вып. 1. С. 1—290.

Буш Н. Cohors IX. *Ranales* // Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. Матер. для флоры Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование. Юрьев, 1903. Ч. 3. Вып. 3. С. I—XIX, 1—256.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1950. Т. 4. 311 с. + XXII с. + 356 карт.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Craналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси, 1966. 283 с.

Крашенинников И. М. Род ломонос — *Clematis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 310—323.

Липский В. И. Флора Кавказа // Тр. Тифлис. бот. сада. СПб., 1899. Вып. 4. С. I—XV, 1—584.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Серов В. П. Система и конспект рода *Clematis* (*Ranunculaceae*) во флоре СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1737—1741.

Чубатова Н. В. Онтогенез и морфологическая эволюция ломоносов флоры СССР: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.

Brandenburg W. A., Groendijk-Wilders N., Jarvis C. E. Lectotypification and description of *Clematis integrifolia* L. (*Ranunculaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 125. N 4. P. 351—358.

Brandenburg W. A., van der Neut A., Jarvis C. E. Lectotypification and description of *Clematis orientalis* L. (*Ranunculaceae*) // Belmontia. Miscellaneous publications in Botany. 1987. Vol. 19. P. 117—126.

Erickson R. O. Taxonomy of *Clematis* section *Viorna* // An. Missouri Bot. Gard., 1943. Vol. 30. N 1. P. 1—60.

Keener C. S. A biosystematic study of *Clematis* subsect. *Integrifoliae* (*Ranunculaceae*) // J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1967. Vol.83. N 1. P. 1—41.

Kuntze O. Monographie der Gattung *Clematis* // Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. 1885. Bd 26. S. 83—202.

Tamura M. A classification of genus *Clematis* // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1987. Vol. 38. P. 33—44.

Московская медицинская академия
им. И. М. Сеченова

Получено 9 II 1999

SUMMARY

Synopsis of the genus *Clematis* L. (*C. integrifolia* L., *C. lathyrifolia* Bess. ex Trautv., *C. orientalis* L., *C. vitalba* L., *C. viticella* L.) for the Caucasian flora is given. Synonymy, geographical distribution and typification of the taxa in question are noted according to the lay-out of «Synopsis of the Caucasian flora» by A. Takhtajan and Yu. Menitsky. The identification key for Caucasian species is compiled.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.252 (265.52)

© Г. В. Коновалова

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ЖГУТИКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПЛАНКТОНА КРОНОЦКОГО ЗАЛИВА (КАМЧАТКА)

G. V. KONOVALOVA. AN ADDITION TO THE FLORA OF THE PLANKTON PHYTOFLAGELLATES OF THE KRONOTSKY BAY (KAMCHATKA)

Приведен аннотированный список 33 таксонов жгутиковых водорослей, из которых 23 вида — новые для Кроноцкого залива и 2 — новые для дальневосточных морей России. Для некоторых видов даны оригинальные рисунки.

Ключевые слова: жгутиковые водоросли, Кроноцкий залив.

Несмотря на то что фитопланктон восточного прибрежья Камчатки изучен относительно неплохо, жгутиковые водоросли Кроноцкого залива исследованы слабо. Особенно скудны сведения, касающиеся видов непанцирных, «голых» фитофлагеллат. В работе Г. И. Семиной (1959), посвященной исследованию распространения фитопланктона Кроноцкого залива, имеется список планктонных водорослей, в котором приведен 21 вид жгутиковых водорослей, среди них 19 видов перидиней (*Dinophyta*), 1 вид золотистых (*Chrysophyta*) и 1 вид зеленых (*Chlorophyta*) водорослей. В работе Семиной (1960), посвященной жгутиковым водорослям Берингова моря (включая заливы тихоокеанского побережья Камчатки, куда относится и Кроноцкий залив), приведено 35 видов и внутривидовых таксонов жгутиковых из трех отделов: *Chrysophyta*, *Pyrrophyta* и *Xantophyta*. Однако ни один из видов не указан для Кроноцкого залива непосредственно. Отдельные виды жгутиковых, новые для этого залива, были изучены нами ранее и указывались в публикациях, связанных с проблемой «красных приливов» (Коновалова, 1991, 1995, и др.).

Материалом для данной работы послужили переданные мне из Кроноцкого заповедника 2 пробы воды (по 250 мл каждая), взятой стеклянными бутылками с глубины 2 м у мыса Памятник Кроноцкого залива 25 и 29 июня 1988 г. Пробы были слабо зафиксированы 2—3 каплями 2%-ного формалина и содержали большое количество жгутиковых водорослей в хорошей сохранности. Большинство организмов (в основном динофлагеллат) удалось определить до вида. Для некоторых организмов, в том числе для тех, видовая принадлежность которых оставляла сомнение, или для идентифицированных не ближе рода, приведены размеры и/или даны оригинальные рисунки, выполненные автором и художником Г. А. Кузнецовой по эскизам автора. Ниже приводится список 33 видов водорослей, из которых 23 вида — новые для Кроноцкого залива (отмечены знаком «+») и 2 — новые для дальневосточных морей России (отмечены знаком «++»). Список включает в себя 6 отделов жгутиковых (вместо 4, указанных ранее: Семина, 1959, 1960), расположенных по системе, принятой нами для фитопланктона Японского моря (Коновалова и др., 1989). Внутри отделов виды располагаются по системам, указанным в тексте после названия отдела; виды в пределах рода даны по алфавиту.

Chrysophyta (по: Throndsen, 1983)

Пор. *Isochrysidales*

Сем. *Gephyrocapsaceae*

Chrysidales sp. Клетки 3 мкм дл., 2 мкм шир. (см. рисунок, *1*).

Пор. *Prymnesiales*

Сем. *Prymnesiaceae*

+ *Chrysochromulina* cf. *leadbeatery* Estep, Davis, Hargaves and Sieburth (?=*Chrysochromulina* sp.: Коновалова и др., 1989 : 14, рис. 3, *1*). Клетки 4—5 мкм дл., 3.0—3.8 мкм шир. (см. рисунок, *2*).

Raphidophyta (по: Red tide organisms..., 1990)

Пор. *Raphidomonadales*

Сем. *Vacuolariaceae*

Heterosigma akashiwo (Hada) Hada. Впервые упоминается для Кроноцкого зал. Г. В. Коноваловой (1995).

Cryptophyta (по: Throndsen, 1980)

Пор. *Cryptomonadales*

Сем. *Hilleaceae*

Hillea sp. Клетки 9.8 мкм дл., 5 мкм шир. (см. рисунок, *3*).

Сем. *Cryptomonadaceae*

+ *Plagioselmis prolonga* Butch. Клетки 7.0—8.5 мкм дл., 3.2—5.0 мкм шир.

+ *P.* cf. *punctata* Butch. Клетки 12.5 мкм дл., 6 мкм шир.

+ *Chroomonas salina* (Wisl.) Butch. (=*Cryptomonas salina* Wisl.) (подрод *Chroomonas*).

++ *C. carrinata* Czosnowski (подрод *Cryptochrysis* Pascher). Клетки 17.5—20.0 мкм дл., 10 мкм шир. (см. рисунок, *4*).

++ *Leucocryptos marina* (Braarud) Butch. (=*Chilomonas marina* (Braarud) Halldal). Клетки 17.0—22.5 мкм дл., довольно многочислен в пробах (см. рисунок, *5*).

Dinophyta (по: Sournia, 1986, с изменениями)

Пор. *Dinophysales*

Сем. *Dinophysiaceae*

+ *Dinophysis acuta* Ehr.

D. norvegica Clap. et Lachm.

Пор. *Actiniscales*

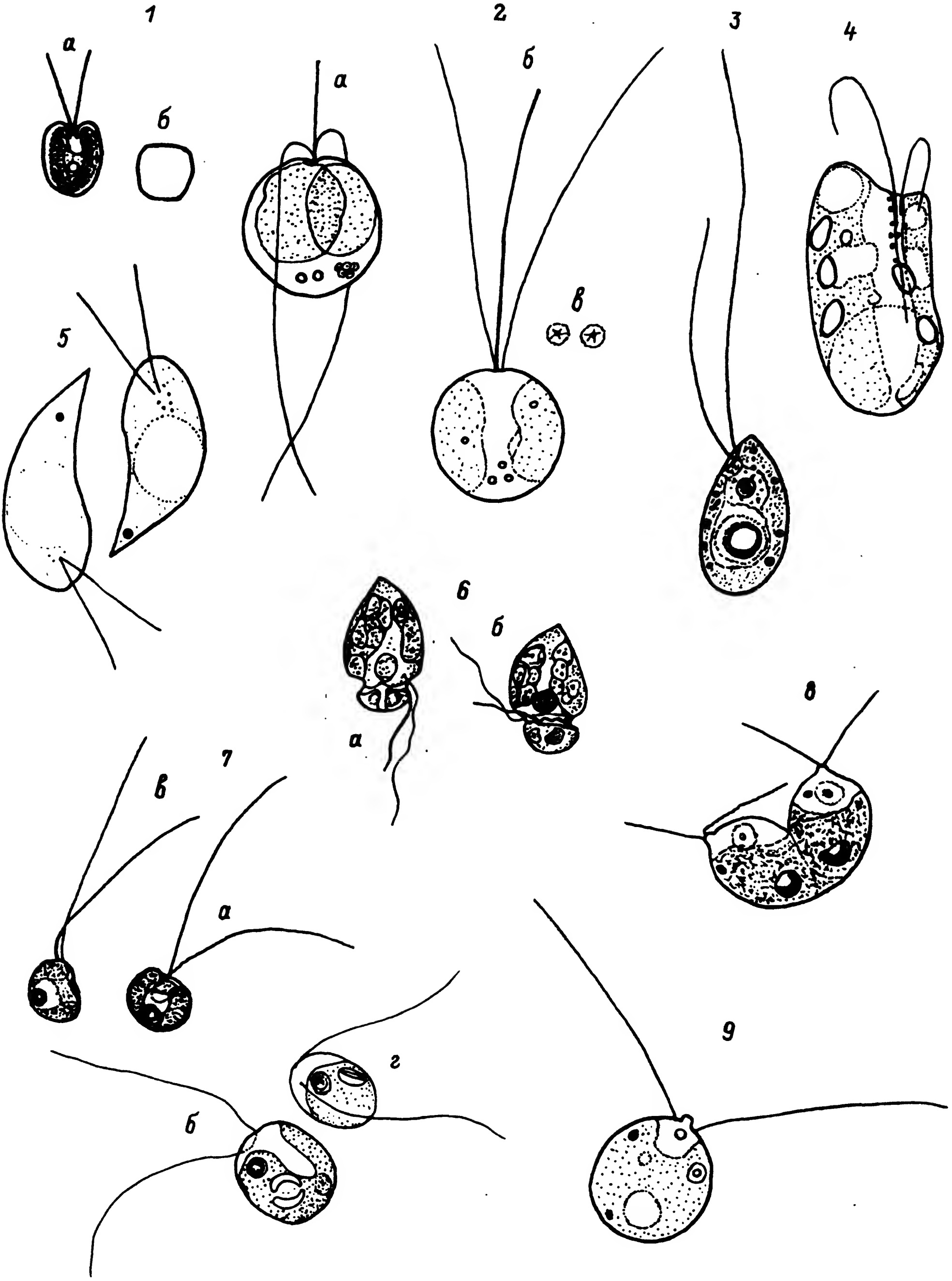
Сем. *Actiniscaceae*

+ *Achradina pulchra* Lohm. (=*A. angusta* Lohm., *A. reticulata* Lohm, *A. sulcata* Lohm. и еще около десятка форм после ревизии P. Nival, 1969).

Пор. *Gymnodiniales*

Сем. *Gymnodiniaceae*

+ *Gymnodinium agiliforme* Schill. Клетки 17.5 мкм дл., 8 мкм шир.



Некоторые жгутиковые водоросли Кроноцкого залива.

1 — *Chrysidales* sp.: вид клетки спереди (*а*) и сверху (*б*); *2* — *Crysochromula* cf. *leadbeatery*: вид клетки сбоку (*а*), спереди (*б*) и форма чешуек под световым микроскопом (*в*); *3* — *Hillea* sp.: латерально-вентральный вид клетки; *4* — *Cryptochrysis carrinata*: вид спереди; *5* — *Leucocryptos marina*: вид двух клеток сбоку; *6* — *Heterocapsa rotundata*: вид клетки спереди (*а*) и сзади (*б*); *7* — *Nephroselmis rotunda*: вид двух разных клеток спереди (*а*, *б*), сбоку (*в*) и апикально-латерально (*г*); *8* — *Chlamydomonas* cf. *olifanii*: клетки на стадии деления; *9* — *Chlamydomonas simplex*.

G. simplex (Lohm.) Kof. et Sw. Клетки 9 мкм дл., 8 мкм шир.

+ *G. vitilligo* Ballantine. Клетки 14.0—14.3 мкм дл.

+ *G. pingue* (Schitt) Kof. et Sw.

+ G. spirale (Bergh) Kof. Клетки мелкие, 42—46 мкм дл.

+ *Katodinium glaucum* (Lebour) Loeblich.

Пор. *Peridiniales*

Сем. *Oxytoxaceae*

+ *Oxytoxum* aff. *variabile* Schill. Клетки 8.6 мкм дл., 3 мкм шир.

Сем. *Gonyaulacaceae*

Alexandrium tamarense (Lebour) Balech f. *excavata* (Braarud) Konovalova (=*A. excavatum* (Braarud) Balech). Впервые отмечен для Кроноцкого зал. Коноваловой (1989) как *Alexandrium excavatum* (Braarud) Balech.

+ *Amylax triacantha* (Jörg.) Sournia

Protoceratium reticulatum (Clap. et Lachm.) Butschli

Сем. *Peridiniaceae*

+ *Protoperidinium bipes* (Pauls.) Balech (=*Peridinium minusculum* Pav.)

P. leonis (Pav.) Balech

+ *P. subinerme* (Pauls.) Loeblich

+ *Oblea rotunda* (Lebour) Balech ex Sournia (=*Glenodinium rotundum* (Lebour) Schill.)

+ *Heterocapsa rotundata* (Lohm.) Hansen (=*Katodinium rotundatum* (Lohm.) Loeblich) (см. рисунок, *6*).

Примечание. Переведен G. Hansen (1995) в род *Heterocapsa* (как приоритетный) на основании сходства пластинок теки, идентичности чешуек на поверхности клетки, структуры пиреноида и жгутикового аппарата.

+ *H. triquetra* (Ehr.) Stein. Клетки 30 мкм дл., 18 мкм шир.

Euglenophyta (по: Throndsen, 1980)

Пор. *Euglenales*

Сем. *Eutreptiaceae*

+ *Eutreptia lanowii* Steuer

+ *Eutreptiella gimnastica* Cunha. Клетки 20—31 мкм дл., 8—9 мкм шир.

Chlorophyta (по: Коновалова и др., 1989)

Пор. *Pterospermatales*

Сем. *Nephroselmidaceae*

+ *Nephroselmis rotunda* (Cart.) Fott. (см. рисунок, *7*)

Пор. *Volvocales*

Сем. *Chlamydomonadaceae*

+ *Chlamydomonas* cf. *olifanii* Korsh. Вид пресноводный, клетки 9 мкм дл., 8.0—8.2 мкм шир. (см. рисунок, *8*).

+ *C. simplex* Pasch. Вид пресноводный, клетки 7—12 мкм дл., 5.7—12.0 мкм шир. (см. рисунок, *9*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В. *Alexandrium ostenfeldii* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Коновалова Г. В. «Красные приливы» у восточной Камчатки (Атлас-справочник). Петропавловск-Камчатский, 1995. 56 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 185 с.

Семина Г. И. Распределение фитопланктона в Кроноцком заливе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. М., 1959. Т. 36. С. 73—91.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона Берингова моря // Бот. матер. Отд. споровых растений БИН АН СССР. М.; Л., 1960. Т. 13. С. 35—43.

Hansen G. Analyse of the thecal plate pattern in the dinoflagellate *Heterocapsa rotundata* (Loeblich) // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 2. P. 166—170.

Nival P. Nouvelles observations sur *Achradina pulhra* Lohmann, Dinoflagelle, Gymnosclerotide (=*Amphilotales*) en Mediterranee // Protistologica. 1969. T. 5. Fasc. 1. P. 125—136.

Red tide organisms in Japan — an illustrated taxonomic guide. Tokyo, 1990. 407 p.

Sournia A. Atlas du Phytoplankton Marin. Vol. I. Introduction, Cyanophycees, Dictyochophycees, Dinophycees et Raphidophycees. Paris, 1986. 219 p.

Throndsen J. Bestemmelse av marine nakne flagellater // Blyttia. 1980. Vol. 38. P. 189—207.

Throndsen J. Ultra- and nanoplankton flagellates from coastal waters of Southern Honshu and Kyushu, Japan (including some results from the Western part of the Kuroshio off Honsu). Tokyo, 1983. 62 p.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 14 X 1998

SUMMARY

The annotated list of phytoflagellate species from Kronotsky bay includes 33 taxa from which 23 species are new for the Kronotsky bay, and two species are new for Far-Eastern seas of Russia. The original illustration of some species are presented.

УДК 581.9(470.342)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© Е. М. Тарасова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ С ТЕРРИТОРИИ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «НУРГУШ»

E. M. TARASOVA. NEW AND RARE FOR THE KIROV REGION VASCULAR PLANTS FROM THE «NURGUSH» NATURAL RESERVE

Приведены 11 новых и 6 редких для Кировской обл. видов сосудистых растений, найденных на территории государственного природного заповедника «Нургуш» и в его охранной зоне (Котельничский р-н).

Ключевые слова: новые флористические находки, Кировская обл., природный заповедник «Нургуш».

В 1995—1996 гг. в ходе первичной инвентаризации флоры сосудистых растений территории государственного природного заповедника (ГПЗ) «Нургуш», охранной зоны заповедника и близлежащих угодий был выявлен ряд видов, новых, редких или ранее не указанных для Кировской обл. Для этих видов приведены также прежние сборы автора и других коллекторов, ранее не опубликованные. Определения и переопределения видов выполнены автором, в противном случае авторство указывается. Виды приведены в алфавитном порядке. Названия даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Новые виды

Botrychium matricariifolium A. Br. ex Koch. Единственный экземпляр собран на краю поляны в квартале (кв.) 126 охранной зоны заповедника 13 VII 1996 г. Поляна, как и до организации заповедника, используется для выпаса, вследствие чего травостой на ней в значительной мере поврежден. Вместе с *B. matricariifolium* произрастало несколько особей *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.

Chenopodium acerifolium Andrz. В небольшом количестве встречается на прибрежных песках р. Вятки в заповеднике и в охранной зоне, 8 VII 1995, 14 VII 1995, 22 VII 1995, 18 VII 1996. Впервые в области вид был собран в г. Кирове И. Ф.107 Сележинским «При ст. Вятка-II. Сырое место 13 VIII 1916 г.». Определен им и А. А. Снятковым как «*C. rubrum* L.». В настоящее время вид встречается в г. Кирове и во многих районах области, предпочитая прибрежные пески, песчаные обочины дорог, ж.-д. насыпи, свалки и другие нарушенные экотипы.

C. ficifolium Smith. Часто и в значительном количестве растет на прибрежных песках р. Вятки как на территории самого заповедника, так и в его охранной зоне. Собран в кв. 28, 29, 39, 87 и 105, 8 VI 1995, 8 VII 1995, 22 VII 1995. Ранее 1 экз. был найден автором на ж.-д. ст. Киров-II (г. Киров), 10 VII 1992 (определен А. Н. Пузыревым).

C. strictum Roth. Найден на обочине шоссе у с. Боровка Котельничского р-на, 7 VII 1995 и 10 VII 1995, вблизи охранной зоны заповедника. Первая находка вида на территории области принадлежит Е. М. Панову, собравшему его «в картофельном поле за огородами» в окр. г. Вятки (Кирова), 31 VII 1919. Среди экземпляров, собранных Н. Н. Розановой с вырубок в Медведском бору Нолинского р-на, 17 VII 1923 (гербарий Кировского областного краеведческого музея — КОКМ), определенных как «*C. album* var. *typicum* Beck.», одно растение оказалось *C. strictum*. В настоящее время в области изредка встречается на нарушенных местах. В 1989—1997 гг. неоднократно собирался в г. Кирове. Отмечен на куче торфа в пос. Ежихи Котельничского р-на, 12 IX 1993.

Chorispora tenella (Pall.) DC. Несколько экземпляров найдено на нарушенном месте возле корней старой сосны на поляне, служившей ранее местом выпаса и «летника» для скота, в кв. 110 охранной зоны заповедника, на берегу р. Прость, являющейся границей между заповедником и его охранной зоной, 20 V 1996. Ранее, в 1989—1992 гг., неоднократно собирался Н. Г. Ильминских и автором на ж.-д. путях г. Кирова, всегда в небольшом количестве.

Euphorbia borodinii Sambuk. Небольшими куртинами встречается на заливных лугах охранной зоны заповедника (кв. 119), 21 VII 1996. Впервые в области собран Ф. А. Александровым у д. Бураши Кильмезского р-на, 10 VIII 1959. Неоднократно отмечался автором на ж.-д. насыпях г. Кирова в 1990 и 1991 гг. Собран также в пойме р. Вятки (3 VII 1994, Е. Тарасова, О. Баранова) и на коренном берегу р. Малый Китяг (3 VII 1994, Е. Тарасова, О. Баранова) и Малмыжском р-не. Сборы 1990—1994 гг. определены Д. В. Гельтманом.

Ligularia lydiae Minder. Небольшая популяция произрастает на вейниково-осоково-телиптерисовом болоте в охранной зоне заповедника (кв. 77), 22 VII 1996. Кроме того, некоторые сборы в гербарии КОКМ, определенные в прошлом как *L. sibirica* (L.) Cass. и под этим названием указанные в «Определителе растений Кировской области» (1975, 2 : 268), переопределены на *L. lydiae*. Таковыми являются растения, собранные И. Ф. Сележинским в г. Вятке (Кирове), 22 VII 1916; А. В. Зубаревым в окр. с. Кумены Куменского р-на, 13 VII 1921 (дублет этого сбора был тогда же отправлен в LE, о чем свидетельствует отметка на этикетке); А. В. Веселицкой около с. Бурмакино Кирово-Чепецкого р-на, 6 VII 1925.

Lilium lancifolium Thunb. До 50 молодых экземпляров найдено на мусоре, заросшем *Elytrigia repens* (L.) Nevski и другими видами, возле тропы в сосняке зеленомошном в охранной зоне заповедника (кв. 128), 12 VII 1996.

Medicago × *varia* T. Martyn. В небольшом количестве найден на обочине шоссе у д. Морозовы Котельничского р-на, 20 VII 1996, вблизи охранной зоны заповедника. Впервые в области был собран неизвестным коллектором на южном склоне ж.-д. насыпи в г. Кирове, 17 VII 1962. Позднее вид изредка отмечался автором: на ж.-д. насыпях, вдоль полевых и шоссейных дорог, на межах городских очистных сооружений. Произрастает как совместно с *M. falcata* L. и *M. sativa* L., так и отдельно.

Myriophyllum sibiricum Kom. Неоднократно собирался в заповеднике, реже — в его охранной зоне, в старичных озерах и протоках, в русле р. Прость, всегда в небольшом количестве. Все сборы урути из гербария КОКМ, определенные и процитированные в «Определителе...» (1975, 2 : 151) как *M. spicatum* L., являются *M. sibiricum*: г. Вятка (Киров), 13 VII 1914, И. Сележинский; окр. с. Сретенье Котельничского р-на, 20 VI 1924, С. и Л. Смирновы; с. Вожгалы Куменского р-на, V 1918, А. Князев (число не указано); Медведский бор Нолинского р-на, 28 VII 1923, Н. Розанова.

Utricularia ochroleuca R. Hartm. В небольшом количестве найден в северной части заповедника: в мочажинах на квартальной просеке (кв. 37 и 38), 17 VII 1996, и в заводи р. Прость (кв. 80), 20 VIII 1996. В «Определителе...» (1975, 2 : 223) отмечено, что *U. intermedia* Hayne. встречается в области в 2 формах: var. *gratiana* Koch. и var. *kochiana* Čelak. В гербарии КОКМ имеется 1 лист *U. intermedia*, собранный А. В. Веселицкой в болоте у с. Бурмакино Кирово-Чепецкого р-на, 8 VII 1925, оказавшийся *U. ochroleuca*.

Редкие виды

Carex arnellii Christ. Небольшая заросль встречена в снытево-борово-осоковом липняке в охранной зоне заповедника, 21 VII 1996. Ранее собирался автором на осыпи пермских рифовых известняков по правому берегу р. Немды у бывшей д. Камень в Советском р-не, 20 VIII 1987, и в пойменном лесу против г. Кирова, 8 VI 1992, где впервые был отмечен В. И. Василевичем, 21 VI 1951 (Новиков и др., 1987). Позднее отмечен в окр. ж.-д. ст. Бумкомбинат Кирово-Чепецкого р-на, 1 VIII 1998.

C. chordorrhiza Ehrh. Небольшая куртина найдена на осоково-сфагновом болоте в охранной зоне заповедника, 9 VI 1995.

C. paupercula Michx. Собран на осоково-сфагновом болоте в охранной зоне заповедника, на границе кв. 76 и 77, 22 VII 1996. Вторая находка вида в области (Определитель..., 1975, 1 : 163).

Galium trifidum L. Найден на замшелом бревне в русле р. Прость, на границе заповедника и охранной зоны (кв. 98), в небольшом количестве, 19 VIII 1996; на кочках низинного осокового болота в охранной зоне (кв. 82), 20 VIII 1996; на низинном болоте у д. Морозовы, близ охранной зоны заповедника, 12 IX 1996. Кроме того, вид был собран автором на выработанном торфянике в окр. пос. Юбилейный Оричевского р-на, 24 VII 1986. Известны еще 2 находки вида на территории Кировской обл. К. А. Мейер указывает его для г. Вятки (Meyer, 1848: № 244). В гербарии КОКМ хранится сбор А. Д. Фокина (дублет в LE) из окр. г. Санчурска, 16 VIII 1920, приведенный в «Определителе...» (1975, 2 : 227).

Salix bebbiana Sarg. Изредка и в небольшом количестве встречается в охранной зоне заповедника на низинных травяных болотах, 24 V 1995. Вторая находка вида в области (Определитель..., 1975, 1 : 216).

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Собран в липняке травяном на высоком берегу р. Вятки в кв. 28 заповедника, 22 VII 1995. Вторая находка вида в области (Определитель..., 1975, 1 : 135).

Кроме перечисленных выше еще один вид из числа произрастающих на территории заповедника заслуживает специального упоминания. В начале 1960-х гг., в период работ по акклиматизации ондатры и выхухоли, для пополнения их кормовой базы в центральной части оз. Кривое были высажены корневища *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf., доставленные с оз. Вялье Ленинградской обл. Растения прижились, хотя и не достигали больших размеров. В последующие годы состояние интродуцентов не отслеживалось. Долгое время считалось, что цицания погибла. 6 VIII 1996 г. на мелководье восточного берега оз. Кривое, в кв. 84 заповедника обнаружена компактная популяция цицании, занимающая площадь около 20 м^2. Растения находятся в прекрасном состоянии. В августе заросли цицании не имели следов повреждения. При повторном осмотре 11 IX 1996 г. метелки содержали зрелые семена и часть стеблей была «срезана» грызунами.

Гербарные образцы всех цитированных сборов хранятся в гербарии Кировского областного краеведческого музея (КОКМ); дублетные экземпляры новых видов с территории ГПЗ «Нургуш» переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), новых и редких — в гербарий заповедника.

Автор искренне признателен Д. В. Гельтману (БИН РАН) и А. Н. Пузыреву (Удмуртский государственный университет) за определение *Euphorbia borodinii* и *Chenopodium ficifolium*, а также М. П. Павлову (Научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства, г. Киров) за информацию об интродукции *Zizania latifolia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Тихомиров В. Н. О распространении *Carex arnellii* (*Cyperaceae*) в европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1670—1672.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Т. 1. 256 с.; Т. 2. 304 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Meyer C. A. Florula provinciae Wiatka // Beitrago zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. St. Petersburg, 1848. 79 S.

Кировский областной краеведческий музей
Киров

Получено 17 III 1998

УДК 582.671 (571.1/5)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© В. В. Чепинога

BRASENIA SCHREBERI (*CABOMBACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СИБИРИ

V. V. CHEPINOGA. *BRASENIA SCHREBERI* (*CABOMBACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF SIBERIA

Приведены данные о находке *Brasenia schreberi* в Сибири. Освещены некоторые вопросы рефугиальности Иркутско-Черемховской равнины, происхождения *Brasenia* и современное состояние ее популяций в России.

Ключевые слова: *Brasenia schreberi*, Сибирь, реликты.

В 1998 г. в Тулунском р-не Иркутской обл. нами было собрано три нецветущих экземпляра *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. — реликтового растения третичных широколиственных лесов («Иркутская обл. Тулунский р-н, в 3 км юго-восточнее с. Гадалей, оз. Кривое, 14 VII 1998, В. Чепинога, А. Чепинога», LE).

Были обследованы 4 озера (Большое, Кривое, Моховое и Безымянное), входящие в обширный комплекс старичных озер по правому берегу р. Ия к югу от с. Гадалей. Бразения обнаружена только в оз. Кривом. Это небольшое по площади неглубокое старичное озеро искривленной формы с сильно заиленным дном. Бразения образует здесь монодоминантные довольно плотные заросли вдоль западного берега. Следует отметить, что листья сильно источены жуками листоедами. В других же озерах широко распространен *Nuphar lutea* (L.) Smith, встречаются *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea candida* J. Presl, *N. tetragona* Georgi, *Sagittaria natans* Pall.

В оз. Кривом нами собраны *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton compressus* L., *P. gramineus* L., *P. perfoliatus* L., *Utricularia vulgaris* L. и печеночный мох *Ricciocarpus natans* (L.) Corda. По берегу произрастают *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Juncus compressus* Jacq., *Potentilla anserina* L., *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut., *Inula britannica* L., *Senecio erucifolius* L.

Оз. Кривое расположено на широте 54°21′ в пределах Иркутско-Черемховской равнины и, вероятно, является самой северной точкой современного произрастания бразении.

Иркутско-Черемховская равнина, протянувшаяся вдоль северных отрогов Восточного Саяна, — одно из самых теплых мест в Восточной Сибири. На ее территории произрастает достаточно большое количество реликтов третичных широколиственных лесов. Однако точки, где обнаружены те или иные реликтовые виды, очень разбросаны; до сих пор не удалось выявить какого-то крупного рефугиума со значительным количеством видов. Прослеживается лишь увеличение числа точек по мере приближения к Байкалу и предгорьям Восточного Саяна. Вероятно, Иркутско-Черемховская равнина в целом может быть названа макрорефугиумом в объеме, принятом в монографии А. В. Положий и Э. Д. Крапивкиной (1985).

Brasenia schreberi — единственный современный представитель рода *Brasenia* Schreb. из маленького сем. *Cabombaceae* A. Gray (Тахтаджян, 1966, 1987; Снигиревская, 1980). Иногда это семейство рассматривается в составе сем. *Nymphaeaceae* DC. (Комаров, 1937; Heywood, 1979), с которым оно связано общим происхождением. *Cabombaceae* — наиболее архаичное семейство в порядке *Nymphaeales*, очень близкое к однодольным, особенно к *Alismatales*. Вероятно, ближайшие предки однодольных морфологически имели много общего с современными *Cabombaceae* (Тахтаджян, 1970).

Современный ареал *Brasenia schreberi* охватывает Северную Америку (от Новой Шотландии до Кубы и Мексики, от Вашингтона до Калифорнии), северную Австралию, Южную (Индостан) и Юго-Восточную (Индокитай, Индонезия, восток Китая, п-ов Корея, Япония) Азию, южную Африку (Комаров, 1937; Hulten, 1968). На территории России бразения встречается на Дальнем Востоке в мелких озерах вокруг оз. Ханка, старицах по р. Уссури, близ устья р. Буреи, в среднем течении р. Зеи и других притоков Амура (Комаров, 1937; Нечаев, Павленко, 1967; Цвелев, 1987).

Бразения является очень древним растением, остатки которого (семена) известны из меловых отложений Северной Америки (Комаров, 1937). О древности говорит также высокая гетеробатмичность всего сем. *Cabombaceae*. Однако в данном случае правильнее говорить о предковых формах современной бразении. По мнению П. И. Дорофеева (1973), еще в эоцене (54.9—38.0 млн лет назад) не было ни одного современного рода нимфейных (в широком смысле), хотя какие-то группы стали вычленяться из массы архаичных, совершенно исчезнувших затем форм.

В течение олигоцена (38.0—24.6 млн лет назад) от древних и слабодифференцированных нимфейных типа *Palaeonymphaea* возникли и затем вымерли промежуточные формы в линии развития *Brasenia*. Этими тупиковыми ветвями являются роды *Dusembaya* и *Braseniella*. В олигоцене же сформировались и настоящие *Brasenia*, известные достаточно хорошо из Прибалтики, Западной Сибири, Украины (Дорофеев, 1973).

В миоцене (24.6—5.1 млн лет назад) виды *Brasenia* были широко распространены в высоких и средних широтах, но к плиоцену (5.1—2.0 млн лет назад) ареал рода заметно сократился, исчезнув с территории Западной и Восточной Сибири. В Европе род вымирает только к вюрму (Дорофеев, 1973).

Таким образом, активное развитие линии *Brasenia* протекало в условиях господства изотермического климата в раннем кайнозое (Синицын, 1980), а начавшееся постепенное похолодание (в позднем олигоцене) сопровождало формирование видов уже современного рода *Brasenia* в условиях «тургайской» теплоумеренной флоры. По мере похолодания усиливались черты континентальности климата континента. Это, вероятно, послужило решающим фактором вымирания рода в Сибири, так как на территории Европы бразении пережили ряд оледенений.

На границе ареала решающее значение имеет состояние озер, в которых произрастает бразения. Резкое колебание уровня воды, зарастание озер, осушение водоемов и заболоченных участков вокруг водоемов, акклиматизация животных приводят к сокращению и постепенному исчезновению популяций бразении (Куренцова, 1968; Белоусова и др., 1979; Сапаев, 1983; Красная книга СССР, 1984). По этим причинам на Дальнем Востоке, несмотря на обнаружение новых бразениевых озер, это интересное растение продолжает исчезать (Красная книга СССР, 1984).

В современных условиях при усилении антропогенного давления реликтовые виды оказываются наиболее уязвимыми. Это еще раз указывает на необходимость применения действенных мер по охране таких растений.

В настоящее время вид *Brasenia schreberi* включен в Красную книгу СССР (1984) (Статус: Редкий вид), в Красную книгу РСФСР (1988) (Статус: Вид, находящийся под угрозой исчезновения), а также в региональную сводку редких растений Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981). Имеется положительный опыт в интродукции бразении в Ташкентском ботаническом саду (Редкие..., 1983; Красная книга СССР, 1984).

Автор благодарен А. М. Зарубину за просмотр рукописи и ценные замечания, а также М. Г. Азовскому за консультации в определении водных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. Редкие растения СССР: Справочник. Л., 1979. 216 с.

Дорофеев П. И. К систематике предковых форм *Brasenia* // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С. 103—111.

Комаров В. Л. Семейство Кувшинковые — *Nymphaeaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 2—14.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Куренцова Г. Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968. 72 с.

Нечаев А. П., Павленко Г. Е. Brasenia schreberi Gmel. в Хабаровском крае // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1795—1798.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 156 с.

Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М., 1983. 302 с.

Сапаев В. М. Новые местонахождения *Brasenia schreberi* (*Cabombaceae*) в Приамурье // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 57. С. 680—682.

Синицын В. М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое. Л., 1980. 104 с.

Снигиревская Н. С. Порядок нимфейные (*Nymphaeales*) // Жизнь растений. Т. 5(1). М., 1980. С. 182—190.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 612 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 148 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 234 с.

Цвелев Н. Н. Семейство Кабомбовые — *Cabombaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 1—446.

Heywood V. H. Flowering plants of the world. Oxford, 1979. 335 p.

Hulten E. Flora of Alaska and neighbouring territories. A manual of the vascular plants. California, 1968. 1008 p.

Иркутский государственный университет
E-mail: root@botdep. isu.ru

Получено 11 XI 1998

SUMMARY

The first finding of *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. (*Cabombaceae*) in Siberia (Irkutsk region, Tulun district), is reported. Some questions of the Irkutsk-Cheremkhovo valley as the possible refuge zone for the vegetation, as well as the origin of the genus *Brasenia* and current state of its populations in Russia are discussed.

УДК 582.831.6 : 581.9 (571.14)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 6

© Н. В. Власова, Д. Н. Шауло, А. А. Красников

О НАХОДКЕ *TAMARIX GRACILIS* (*TAMARICACEAE*) В НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. VLASOVA, D. N. SCHAULO, A. A. KRASNIKOV. THE RECORD OF *TAMARIX GRACILIS* (*TAMARICACEAE*) IN THE NOVOSIBIRSK REGION

Сообщается о новом для флоры Новосибирской обл. виде из рода *Tamarix*.

Ключевые слова: *Tamarix*, флора, Новосибирская обл.

В «Определителе растений Новосибирской области» (Королева и др., 1973) отражен общий состав флоры данного региона, при этом сем. *Tamaricaceae* в нем не приводится. В специальной монографии «Древесные растения Сибири» (Коропачинский, 1983) это семейство для Новосибирской обл. также не отмечается. Многотомное издание «Флора Сибири» содержит сведения по флоре всех областей, административно относящихся к этому региону. Сем. *Tamaricaceae* представлено здесь 3 родами, имеющими различное распространение и экологическую приуроченность: *Myricaria* Desv. — 2 вида, распространенных в высокогорьях и среднегорном поясе Алтае-Саянской горной области (Лях, 1996); *Reaumuria* L. — 1 вид, встречающийся на солончаках и в солончаковых пустынях на Алтае и в Туве; *Tamarix* L. — 2 вида, встречающихся по берегам озер, на песках, солончаках в пустынных и пустынно-степных районах равнинного Алтая (Власова, 1996). Виды рода *Tamarix* являются здесь очень редкими, так как в целом род имеет более южное распространение («...наиболее характерны тамариски для Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областей...» (Попова, 1981: 78)) и на территории бывшего СССР распространен в основном на Кавказе, в Средней Азии и Казахстане (Русанович, 1995). Крайне редко можно найти в Сибири и соответствующие экологической природе этих видов ландшафты, так как тамариски приурочены к пустыням, полупустыням и комплексам саванноидного типа, встречаясь в тугайных лесах, на солонцах, барханных песках, по краям такыров (Русанов, 1958). Таким образом, на основании литературных данных (Ledebour, 1829; Крылов, 1935; Горшкова, 1949) и гербарных материалов, хранящихся в различных Гербариях (NS, TK, LE, MW, NHA), мы высказали предположение, что кроме уже отмеченных *T. laxa* Willd. и *T. gracilis* Willd. возможно нахождение и других видов данного рода в степных и полупустынных районах Алтайского края. Хотя отмечается, что *T. gracilis* «является самым северным видом рода» (Русанов, 1958: 812), ожидать его нахождение севернее Алтайского края было трудно. Благодаря целенаправленному флористическому изучению территория Новосибирской обл. исследована к настоящему времени достаточно полно, тем не менее находка в 1994 г. на крайнем юго-западе области кустарника *T. gracilis* была несколько неожиданной. Она позволила дополнить список флоры области новым семейством. При определении образцов использовались признаки, предложенные И. И. Русанович (1995): соцветие — простые кисти, 2—5 см дл., заканчиваются одним цветком; одетые при основании продолговатыми, 1.5—2.0 мм дл., листьями с желтой пленчатой изогнутой верхушкой; прицветники длиннотреугольные, 1.5—2.0 мм дл., более или менее равны цветоножкам; пыльники бордовые, 0.5 мм дл., коробочка около 6.8 мм дл.

При подготовке статьи авторы консультировались с проф. И. М. Красноборовым по вопросу о происхождении этих немногочисленных кустарниковых группировок. В результате пришли к общему мнению, что произрастающая здесь локальная популяция имеет естественное происхождение. Косвенным свидетельством в пользу такого мнения служат находки и других видов аридной приуроченности, например *Ferula caspica* Bieb., *Trinia ramosissima* Ledeb. (*Apiaceae*), сохранению их, вероятно, способствует заповедный режим — данная территория входит в заказник «Южный». Своеобразным «индикатором» происхождения и миграции многих таксонов служат и родовые комплексы насекомых. Так, появление видов рода *Tamarix* в Африке О. В. Ковалев связывает с миграцией азиатских аридных формаций, индикатором их туранского происхождения он считает родовые группировки насекомых-олигофагов с сахаро-гобийскими ареалами (Ковалев, Жилин, 1998). Летом 1998 г. популяцию *T. gracilis* на юго-западе Новосибирской обл. (Карасукский р-н) посетили энтомологи А. А. Алексеев (Институт химической кинетики и горения СО РАН, Новосибирск) и М. Г. Волкович (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург). По устному сообщению А. А. Алексеева, на тамариске были собраны насекомые-фитофаги, причем виды, являющиеся узкими олигофагами, т. е. питающимися только на видах рода *Tamarix*, что свидетельствует о естественном происхождении данной популяции. Данное местонахождение расположено примерно в 350 км к северо-западу от ближайшего пункта сбора этого вида (Алтайский край, окр. с. Красноярское; TK, LE). Более распространен другой, близкий вид — *T. laxa*. Однако указание (Крылов, 1935) на его нахождение в окрестностях с. Бурла Алтайского края (около 100 км южнее нашего) гербарными материалами не подтверждается. Таким образом, возможно, что данное местонахождение — одно из самых северных для рода *Tamarix*.

Приводим список образцов: Карасукский р-н, ур. Надыр, окрестности оз. Калининское, понижение, солончак, 16 VI 1994, Д. Шауло, А. Красников, О. Снытко; там же, канал между оз. Чеган и солончаком Надыр, разнотравно-типчаковая степь, 15 VI 1994, они же; там же, степь, 30 VIII 1994, Д. Шауло, О. Потемкин; северо-западный берег оз. Чеган, в 15 км южнее пос. Студеное, 29 VI 1998, А. Алексеев (NS). Дублеты переданы в Гербарии Главного ботанического сада (MHA) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Н. В. *Tamarix* L. — Гребенщик // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 79—80.

Горшкова С. Г. Род Гребенщик — *Tamarix* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 290—321.

Ковалев О. В., Жилин С. Г. Позднемиоценовая миграция аридных экосистем из Азии в Африку и формирование биоты ранних Hominidae // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. на II (X) съезде РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 234—235.

Королева А. С., Красноборов И. М., Пеньковская Е. Ф. Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 1973. 368 с.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 348 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1935. Вып. 8. С. 1919—2087.

Лях Е. М. *Myricaria* Desv. — Мирикария // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 80—82.

Попова Т. Н. Тамарисковые (*Tamaricaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5, ч. 2. С. 77—79.

Русанов Ф. Н. Гребенщик или Тамарикс — *Tamarix* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 795—822.

Русанович И. И. Тамариксы Нижнего Поволжья // Бюлл. Главн. бот. сада РАН. 1995. Вып. 171. С. 80—89.

Ledebour C. F. *Tamarix* L. // Flora altaica. Berlin, Remmer, 1829. T. 1. P. 421—426.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 21 VII 1998

SUMMARY

Tamarix gracilis Willd. collected near salt-marsh «Nadyr» is reported as a new species for the Novosibirsk region.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.852

«КАКТУС-КЛУБ» — НОВЫЙ ЖУРНАЛ О СУККУЛЕНТАХ

V. V. BYALT, V. N. GAPON. «CACTUS-CLUB», A NEW JOURNAL ON SUCCULENTS

С марта 1997 г. в России усилиями членов нескольких клубов любителей кактусов стран СНГ выпускается новый специализированный ботанический журнал «Кактус-Клуб» (зарегистрирован в Министерстве печати и информации Российской Федерации, ISSN: 0236-4190). Он издается с целью распространения различной научной и популярной информации по вопросам систематики, экологии, культивирования суккулентных растений (из любых систематических групп), налаживания связей между коллекционерами и специалистами в этой области, популяризации знаний о суккулентах, обеспечения подписчиков посевным материалом и другой сопутствующей продукцией.

Один из создателей этого журнала, ведущий научный сотрудник Московского государственного университета Андрей Павлович Хохряков был вплоть до своей кончины и его первым научным редактором. В настоящее время редакционный совет возглавляет В. Н. Гапон (143045, Московская обл., г. Краснознаменск, пр. Мира, 12, кв. 3, телефон: (095)-590-22-48, gapon @mail.trinsit.ru). Периодичность выхода журнала — 1 раз в 2 месяца, формат — А5, объем 28 страниц, черно-белые и цветные иллюстрации (принтерная печать). С марта 1997 по декабрь 1998 г. вышло 11 номеров. Журнал в настоящее время распространяется в 35 городах стран СНГ и в 6 странах «дальнего зарубежья». Редакция поддерживает отношения с коллегами из «Cactus and Succulent Journal (US)», «Kaktus und andere Sukkulenten», «Cactus Adventures», «Cactaceae-Review» и с такими известными в «суккулентном» мире специалистами, как Myron Kimnach, Steven Hammer, Roy Mottram, Joel Lode, Aikichi Kobayashi, Urs Eggli. Из опубликованных за 2 года материалов можно выделить: «Опыт использования вермикультуры в выращивании суккулентных растений» В. Горбачева (Санкт-Петербург), «Незаконные открытия?» И. Синева (Москва), «Классификация кактусов рода Гимнокалициум по Б. Шютцу» И. Седлецкого (Москва), «О местах произрастания Гимнокалициумов» Д. Рогацкина (Смоленск), «Род *Ophtalmophillum*» Р. Ващука (Луцк), «Кактусы из рода *Lophophora* Coult. 1894» и «Ариокарпусы» С. Батова (Москва) (эта статья позднее была признана лучшей работой года в конкурсе Итальянской Ассоциации кактусов и суккулентов), интересные заметки В. Злотина (Москва) о посещении известных немецких фирм, переводы прекрасных статей М. Кимнача (M. Kimnach) и С. Хаммера (S. Hammer) (США), Ч. Гласса (Ch. Glass) и С. Ариаса (S. Arias) (Мексика). В каждом номере журнала приводятся обозрения книжных новинок (В. Злотин), фрагменты дискуссий в интернете (А. Кривченко, Москва), 2 страницы занимает цветная мини-энциклопедия кактусов и суккулентов (по 3 вида), которую ведет Н. Щелкунова (Москва). В 1999 г. редакция планирует опубликовать следующие материалы: «Род *Turbinicarpus*», «Дискокактусы. Краткий обзор рода», «Заметки из Колумбии», «Подрод *Cylindropuntia*», «Удивительный *Gymnocalycium mesopotamicum*», «Вредители и болезни кактусов», «*Aloe polyphylla*», «Культура Гавортий», «Кактусы из рода Лофофора», «Фрайлеи», «*Orostachys paradoxa*, редкий вид с Дальнего Востока», «О принципах таксономии», «Японские культивары Астрофитумов», «Международная ботаническая номенклатура», «Особенности культуры „бутылок"» и др.

Журнал издается современными способами копирования, поэтому не может считаться рукописным или размноженным при помощи способа, отвергаемого Международным кодексом ботанической номенклатуры. В то же время в журнале публикуются и, вероятно, будут публиковаться в дальнейшем систематические обзоры отдельных групп суккулентов. Со временем могут появиться первоописания и новые комбинации, которые не могут не приниматься во внимание систематиками при ревизиях соответствующих групп и флористических работах. Журнал уже рецензируется в «Repertorium plantarum succulentarum» (Zürich), а так как это единственное периодическое издание в России, посвященное биологии суккулентов, то в нем могут публиковаться не только популярные, но и научные статьи, посвященные этому предмету.

© В. В. Бялт, В. Н. Гапон

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru
Редакция журнала «Кактус-Клуб»
Московская обл., Краснознаменск
E-mail: gapon @mail.trinsit.ru

Получено 24 XII 1998

ХРОНИКА

УДК 06.053:581.9

ПЯТОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ (Ижевск, 15—18 сентября 1998 г.)

O. V. KHITUN. THE FIFTH WORKSHOP ON COMPARATIVE FLORISTICS (IZHEVSK, RUSSIA, SEPTEMBER 15—18, 1998)

С 15 по 18 сентября 1998 г. в г. Ижевске на базе Удмуртского государственного университета (УдмГУ) (кафедра ботаники и экологии растений и кафедра общей экологии) проходило организованное при участии секции флоры и растительности РБО V рабочее совещание по сравнительной флористике, посвященное 95-летию со дня рождения А. И. Толмачева. Совещание вызвало большой интерес ботаников: в оргкомитет поступило около 150 заявок, в программу было включено 126 докладов и постеров флористов России, Украины, Беларуси, Грузии, Казахстана, Литвы. Однако в связи с резким ухудшением в конце августа экономической ситуации в стране совещание не получило финансовой поддержки, поэтому большинство заявителей не смогли приехать. Все же в Ижевске собралось 45 человек (в том числе 3 доктора и 17 кандидатов наук) из 17 городов России, 1 представитель Украины и коллега из Германии. Почти половину собравшихся (22 человека) составили молодые ученые. Были заслушаны и обсуждены 36 докладов. На открытии совещания присутствовали представители местного радио и телевидения. Собравшихся приветствовали проректор по научной работе УдмГУ В. Е. Шудегов, председатель Оргкомитета Н. Г. Ильминских, были зачитаны письма от президента РБО Р. В. Камелина, от В. С. Новикова и Л. И. Малышева. В своем приветствии председатель секции флоры и растительности РБО, вдохновитель «толмачевских чтений» Б. А. Юрцев подвел краткий итог продвижения в сравнительной флористике за последние 5 лет и представил сборник трудов IV совещания «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики» (СПб., 1998. 356 с.), подготовленный и изданный активом секции флоры и растительности РБО накануне V совещания. Эта книга получила высокую оценку собравшихся.

Новые подходы к оценке биоразнообразия флор были затронуты в первых двух докладах. **Б. А. Юрцев** (С.-Петербург) в докладе «Таксономический и эколого-географический анализ ведущих семейств в сравнительно-флористических исследованиях (на примере семейства бобовых Арктики)» показал, что составом бобовых можно охарактеризовать районы Арктической флористической области. В 6 районах приатлантического сектора бобовые полностью отсутствуют, тогда как в приберингийских районах число видов достигает 29 (Чукотка) и 30 (Аляска—Юкон) в одном районе, что интерпретируется как результат берингийского происхождения северных групп бобовых (*Oxytropis, Astragalus, Hedysarum*). Было отмечено значительное различие состава бобовых на побережьях Берингова пролива, обусловленное интенсивным видо- и расообразованием в 4 секциях рода *Oxytropis*.

C. Hobohm (Lueneburg, Germany) в докладе «Разнообразие видов растений и разнообразие эндемиков — на примере избранных островов» поднимал вопрос о причинах богатства видами одних островов и бедности других. Обсуждалось соотношение числа видов и площади островов, связь общего видового богатства территории и числа эндемиков, которые в свою очередь более многочисленны на изолированных территориях с более разнообразными условиями, не покрывавшимися в плейстоцене ледником; относительная бедность и труднодоступность минерального питания или воды также часто сочетаются с высоким уровнем эндемизма.

В докладах многих авторов подводились итоги изучения региональных флор. **Н. В. Абрамов** (Йошкар-Ола) представил результаты таксономического и хорологического анализа флоры республики Марий Эл (969 видов без учета заносных) и сравнения семейственных и родовых спектров флоры республики в целом и флор различных природных районов со спектрами соседних территорий (Мещеры, Удмуртии и отдельных районов Мордовии, Ярославской и Пермской областей). Отдельно проанализирован адвентивный компонент флоры (337 видов), в котором преобладают случайно занесенные виды — ксенофиты (70 %), по времени заноса абсолютное большинство видов (77 %) — кено-, или неофиты.

В докладе **В. С. Новикова** и **С. Р. Майорова** (Москва) (доложенном последним) подведены некоторые итоги изучения флоры Мордовии. Высокое богатство флоры (1285 видов), несмотря на то что более 65 % территории распахано, обусловлено географическим положением региона (на стыке леса и степи, центральных областей России и Поволжья), разнообразием ландшафтов, сочетанием разнородных геоэлементов, а также пересечением ареалов ряда викарных видов. Отмечались трудность выделения конкретных флор (КФ) вблизи природных границ, но возможность выявления, анализа и сравнения локальных флор (ЛФ), чему и был посвящен второй доклад **С. Р. Майорова**. Анализ мер сходства по видовому составу (коэффициент Съеренсена—Чекановского) 8 ЛФ Центральной России (как в целом, так и без учета общих для всех флор видов) позволил разделить их на 2 группы — бореальную и южную. Эти результаты интерпретированы с точки зрения участия различных геоэлементов; отмечено, что сходство ЛФ обусловлено в большей мере их ландшафтной и зональной приуроченностью, нежели расстоянием между ними, т. е. в макрогеографическом пространстве флора меняется не монотонно, а более сложным образом.

В докладе **И. Б. Кучерова** (соавторы **С. Н. Милевская, Т. Г. Полозова, Н. И. Науменко**) (С.-Петербург) рассматривалась репрезентативность флоры заповедника «Кивач» для Заонежского р-на Карелии и место ее в широтном ряду карельских ЛФ. Аномально большое для подзоны средней тайги видовое богатство ЛФ «Кивач» (791 вид) объясняется сравнительно высокой сохранностью биоты заповедника и расположением его в месте контакта 4 различных ландшафтов (представительных частей 4 разных КФ). Для флоры «Кивача» (и Заонежья в целом) характерно сочетание контрастных широтных фракций — арктоальпийской и неморальной — на фоне преобладания бореальных и полизональных видов.

О. Г. Баранова (Ижевск) рассказала об изучении флоры Вятско-Камского междуречья, никогда раньше не изучавшейся как единое целое. Для подтверждения ее природной целостности были проведены предварительные расчеты видового богатства флор 3 входящих в нее административных территорий. Они показали, что повышенное видовое богатство характеризует территорию Удмуртии (1051 вид), где встречаются некоторые сибирские виды, не доходящие до Кировской обл. (флора которой насчитывает 879 видов), и европейские виды, не доходящие до Пермской обл. (на территории которой произрастает 1031 вид); общими для всей территории междуречья являются 823 вида. Проанализированы семейственные и родовые спектры 3 сравниваемых флор междуречья — они типичны для умеренно-бореальных флор и близки между собой.

Н. И. Науменко (Курган) привел результаты сравнительного анализа ЛФ современных и древних речных долин в Южном Зауралье, эти данные вместе с анализом границ распространения видов были использованы для флористического районирования территории. Во время этого исследования сделано много интересных флористических находок. Долина р. Тобол, пересекающая Зауралье в субмеридиональном направлении, равно как и долины его притоков, как современных, так и исчезнувших, не играют заметной роли как долготные границы, но явились путями миграции северных и южных элементов, что обусловливает повышенное видовое богатство долинных флор.

То, что изучение локальных флор по-прежнему остается основным методом работы флористов, подтвердили и ряд последующих докладчиков. **Е. Е. Румянцева** (С.-Петербург) сообщила о результатах сравнительного анализа 9 ЛФ Завалдайской части северо-запада Европейской России, проведенного с целью оценки современного состояния флоры, познания ее истории, а также для уточнения выделенных ранее на данной территории флористических границ и оценки их ранга. **В. А. Канев** (Сыктывкар) привел результаты анализа 2 ЛФ бассейна р. Локчим (приток р. Вычегды, подзона средней тайги, юг республики Коми), насчитывающих 432 и 412 видов. В ЛФ преобладают бореальные элементы, но есть гипоарктические, арктоальпийские, лесостепные и полизональные, что свидетельствует о миграционном характере флоры района, которая складывалась при неоднократном изменении климата в голоцене. Результаты изучения ЛФ Сумультинского хребта (Северный Алтай) доложила **М. М. Силантьева** (Барнаул). Площадь ЛФ варьировала от 96 до 130 км^2, а число видов в них — от 272 до 444. На основании анализа мер включения проведено флористическое районирование (выделено 3 микрорайона). Оно совпало с результатами районирования на основе метода корреляционных плеяд П. В. Терентьева. Микрорайоны отличаются присутствием или отсутствием разных комплексов видов (темнохвойно-неморальных, темнохвойно-горнотаежных, светлохвойно-подтаежных, лугово-степных, альпийских и тундрово-высокогорных).

2 доклада были посвящены приемам изучения парциальных флор (ПФ) и ценофлор. **О. В. Хитун** (С.-Петербург) показала подзональные изменения географической структуры локальных и парциальных флор на Гыданском п-ове. В отличие от соседних секторов Арктики здесь в ЛФ подзоны южных гипоарктических тундр различные географические фракции представлены почти одинаково. В составе ПФ лишь доля гипоарктической фракции более или менее постоянна (40—50 %), а участие бореальной и арктической фракций в разных экотопах существенно различается (от 5 до 45 %). В подзоне арктических тундр резко увеличивается доля видов арктической фракции. Это характерно и для ПФ, географическая структура которых в этой подзоне более единообразна. В докладе **А. Ю. Тептиной** (Екатеринбург) проанализирована петрофитная флора серпентинитов восточного макросклона Среднего Урала (169 видов), отмечено ее значительное своеобразие: много реликтовых и эндемичных видов, 40 % видов относятся к категории редких и исчезающих. В составе флоры преобладают бореальные (50 %) и степные (40 %) виды. Было отмечено флористическое различие склонов южной и северной экспозиции и выделены группы специфических и дифференциальных, а также общих для всех склонов видов, образующих петрофитное ядро флоры серпентинитов.

Ряд докладов был посвящен новым методическим подходам. В докладе **А. А. Кагало** (Львов, Украина) показаны возможности использования закономерностей экотопологической дифференциации флоры для прогностической оценки антропогенной динамики растительного покрова. Базовыми объектами служили экотопологические комплексы нано- и микротопологического уровня в пределах модельных полигонов, располагавшихся в разнотипных ландшафтах. Анализировались флористические связи между комплексами и тренды их изменений, обусловленные необратимой антропогенной трансформацией экотопов. Для северо-западного Подолья отмечена тенденция деградации водно-болотных и лугово-степных комплексов и экспансия комплексов неморальных типов.

Новый методический прием оценки биоразнообразия с помощью Q-статистики, позволяющий сравнивать видовое богатство с учетом распределения видов по классам обилия, применила при изучении лесной растительности Висимского заповедника (Средний Урал, подзона южной тайги) **Л. В. Марина** (Кировоград). В лесах заповедника произрастают 237 видов сосудистых растений и 128 видов и подвидов мохообразных. Синтаксономическое разнообразие анализировалось по методу Браун-Бланке, оно представлено 14 ассоциациями и субассоциациями, относящимися к 6 союзам и 4 классам лесной растительности.

О. В. Ребристая (С.-Петербург) показала возможность использования ландшафтной активности видов при характеристике ЛФ и сравнении их на широтном градиенте на примере п-ова Ямал. Для Ямала характерно преобладание неактивных и низкоактивных видов (от 53 до 69 %), и только в подзоне арктических тундр увеличивается роль активных видов (52 %). Во флоре Ямала лишь 36 высокоактивных видов. Сравнение ЛФ и отдельно их активных ядер показало, что в последних сильнее проявляются зональные тенденции.

Н. Г. Ильминских и **А. Ю. Боровикова** (Ижевск) для оценки биоразнообразия по флористическим данным предложили использовать индекс экологической ценности, учитывающий редкость вида в регионе, тип ареала вида и близость к его границам; гемеробность, численность вида на данной территории, оцененные в баллах по специально разработанным шкалам; а также общее число видов. По мнению докладчиков, этот показатель позволяет количественно охарактеризовать качественную сторону биоразнообразия и особенно важен в тех случаях, когда территория попадает в зону промышленного освоения и надо сохранить наиболее ценные участки.

В докладе **Т. В. Роговой, А. А. Савельева** и **М. В. Яцык** (Казань) «Ландшафтно-экологическое картирование флористических комплексов средствами ГИС-технологий» представлена оригинальная методика выявления флористических территориальных комплексов на основе подробных данных о составе флоры и пространственном распределении видовых популяций с применением математического аппарата нечетких множеств. Эти комплексы неоднородны, внутри каждого выделяется «ядро» с максимальной активностью видов определенного эколого-ценотического класса и «коридор», где обилие тех же видов значительно ниже. «Ядра» соответствуют наиболее устойчивым участкам в пределах геосистем и могут рассматриваться как наиболее ценные территории.

В докладе **И. Б. Кучерова** (С.-Петербург) и **Н. И. Науменко** (Курган) «Опыт создания системы координатно-зональных элементов для целей анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии» была показана необходимость учета региональных особенностей поведения видов. В рамках фракций, выделяемых по «центру тяжести ареала» (арктическая, гипоарктическая, бореальная, бореонеморальная и т. д.), они выделили элементы по приуроченности границ распространения вида к подзональным рубежам (например, в рамках бореонеморальной фракции выделены панбореально-неморальный, эубореально-неморальный, суббореально-неморальный элементы). Виды определенных элементов и фракций проявляют тенденцию приуроченности к тем или иным ценофлорам, что подтверждает естественность выделенных единиц.

Впервые в работе совещания приняли участие бриологи, лихенологи и альгологи. Хотя вместо 16 запланированных выступлений прозвучали лишь 3, они вызвали большой интерес и показали, что сравнительно-флористические методы прекрасно применимы и к объектам этих исследователей. Эти доклады открыли большой блок выступлений, посвященных изучению формирования флор в условиях антропогенных ландшафтов. **О. А. Белкина** (Кировск) отметила обеднение флоры листостебельных мхов антропогенных местообитаний Мурманской обл. (28.2 % от всей бриофлоры области), изменение в положении семейств ведущей «десятки»: возрастание роли *Polytrichaceae* и *Brachytheciaceae* и уменьшение доли *Amblystegiaceae* и *Sphagnaceae*. **В. А. Тычинин** и **В. В. Пахомов** (Ижевск) привели результаты систематического, экологического и географического анализа лихенофлоры городов Воткинск и Камбарка, расположенных в разных частях Удмуртии, отметили сокращение видового разнообразия в городах почти вдвое и указали наиболее адаптированные к условиям городов виды. **Н. П. Слободина** (Ижевск), проведя детальное изучение парциальных флор почвенных водорослей различных измененных человеком местообитаний г. Ижевска, отметила утрату городскими альгогруппировками зональных черт: исчезновение (вследствие рекреационной нагрузки или загрязнения) видов, тяготеющих к лесным почвам, и проявление черт остепненности; в составе синузий наиболее активны виды лугово-степных фитоценозов, вытесняющие коренные лесные виды.

Подобный вывод (но уже на сосудистых растениях) сделали в докладе «Флорогенетическая структура синантропной флоры Среднего Урала» **А. С. Третьякова** и **В. А. Мухин** (Екатеринбург), отметившие, что синантропизация сопряжена со стиранием региональной и зональной самобытности флоры, однако наличие существенной апофитной компоненты (74 %) показывает, что полной унификации растительного покрова Урала не произойдет.

Важную проблему сопоставимости антропогенно-трансформированных, в частности городских, флор поднял **Н. Г. Ильминских** (Ижевск). Он отметил необходимость синтеза системного подхода, принципа историзма, соотношения искусственного и естественного, учета теории поля и теории островной биогеографии. Он предложил также известное определение флоры[1] как полной территориальной совокупности видов растений дополнить для городских флор указанием — «проходящих самостоятельно хотя бы начальные стадии жизненного цикла в условиях естественной среды». Как важные элементы сравнимости флор он подчеркнул полноту изученности, таксономическую эквивалентность (т. е. одинаковое понимание объемов видов в сравниваемых списках), экотопологическую эквивалентность и наиболее сложно выявляемую эквивалентность флор в историко-флористическом отношении.

В. А. Шадрин (Ижевск) показал, что флористические параметры (видовое богатство, пропорции флоры, систематическая структура, состав и доля 10 ведущих семейств, представленность различных экологических групп) различаются в локальных флорах в целом и в их синантропных фракциях и могут быть использованы в оценке синантропизации флоры. О некоторых итогах и проблемах интенсивно проводимого с 1983 г. изучения адвентивной флоры Удмуртии (723 вида) рассказал **А. И. Пузырев** (Ижевск). Он отметил существенные различия в таксономической структуре адвентивных флор различных регионов и стран, являющиеся отражением как географического положения, так и экономических особенностей. В последние годы в связи с экономическим спадом и уменьшением объема железнодорожных перевозок несколько уменьшился прирост списка адвентивных видов. Автор отметил наличие разночтений в использовании таких терминов, как антропофит, археофит, а также в определении объема адвентивной флоры. Этот доклад вызвал оживленную дискуссию среди собравшихся.

Важную проблему биологического загрязнения среды и потенциальной опасности возможных последствий интродукции и заноса экзотических растений в природную среду, затронула **Т. Б. Силаева** (Саранск), приведя немало примеров. Она показала, что синантропные и адвентивные компоненты флор можно использовать для оценки степени биозагрязнения территорий и степени загрязнения региональных биот. На территории Мордовии к числу адвентивных отнесено 362 вида (27.3 % флоры), их число ниже на особо охраняемых территориях (во флоре Мордовского государственного заповедника адвентивные виды составляют 10.8 %). Автор отметила, что постановка вопроса об изучении синантропных флор в аспекте биологического загрязнения имела бы политическое значение и позволила бы привлечь общественное внимание к работам флористов.

Несколько иной взгляд на адвентивные виды, в некоторых случаях играющие положительную роль и позволяющие «залечивать раны земли», высказала **В. А. Костина** (Кировск), рассказавшая об антропогенной трансформации флоры заповедника «Пасвик» (Мурманская обл.). Эта территория, имевшая долгую историю хозяйственного освоения и внедрения растений-антропохоров (из 351 вида флоры 81 заносный), с 1994 г. является закрытой пограничной зоной, и процесс обогащения флоры новыми видами замедлился, некоторые заносные виды исчезли. Наиболее богатые разнотравные луговые ценозы развиваются ныне на месте бывших пашен.

---

[1] *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь, 1991. 80 с.

Единой тематикой были связаны доклады работающих в сфере промышленной ботаники **Ю. А. Манакова** (соавтор **А. Н. Куприянов**) (Барнаул) и **С. А. Скобликова** (Кемерово), в комплексе рассматривающих отношения естественных флор, антропогенно-трансформированных и восстанавливающихся флор на территории угольного разреза «Кедровский» (подзона северной лесостепи). Ю. А. Манаковым выявлена флора территории и проведен ее всесторонний анализ, в том числе по встречаемости видов на участках с разной степенью нарушенности, а С. А. Скобликовым были выявлены и охарактеризованы стадии восстановительных сукцессий на породных отвалах. Трансформации травяного покрова под влиянием минерализованных пластов нефтегазовых месторождений был посвящен доклад **Н. В. Козловской** (Ижевск), отметившей изменение агрохимических свойств почвы, резкое уменьшение видового богатства в 1-й год после разлива сточных вод, сдвиг фенофаз на более поздние сроки, длительность процесса естественного восстановления.

Ряд докладов был посвящен изучению флоры городов. Результаты изучения и всестороннего анализа флоры г. Томска (679 видов, в том числе 543 местных и 136 адвентивных) доложила **И. Е. Мерзлякова** (Томск). Сопоставление флор модельных выделов, заложенных в пределах зон старой, новой и современной застройки, а также лесопарковой зоны выявило повышенное видовое богатство в первой и последней, так что изменение этого показателя от центра города к периферии имеет сложный, не линейный характер. В Томске обнаружено 96 видов, относящихся к категории редких и исчезающих, в том числе внесенные в Красные книги *Brunnera sibirica* и *Erithronium sibiricum*. Важную роль в их сохранении играют старинные парки. Об изучении флоры Кургана рассказал **Н. И. Науменко**. Эта флора, насчитывающая 675 видов — самая богатая из 21 ЛФ, изученной им в Южном Зауралье, что, по-видимому, обусловлено нахождением города на стыке двух конкретных флор. Автор отметил интенсивное пополнение флоры заносными видами, число которых достигло 110. О флористических исследованиях, с 1996 г. ведущихся в Великом Новгороде, проинформировала собравшихся **Н. Г. Уральская** (Новгород) (соавтор **Е. М. Литвинова**), указав, что к настоящему времени уже обследовано около 30 % территории города (окольный вал и торговая сторона).

Несколько обособленно стоял доклад **В. В. Туганаева** (Ижевск) «Флорогенез в аспекте истории Земли», поднимавший вопросы теории эволюции органического мира и освещавший некоторые нетрадиционные взгляды на движущие силы эволюции.

Завершилось совещание круглым столом «Перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века». С одноименным вводным докладом выступил **Б. А. Юрцев**, указавший важнейшие направления развития этой науки: создание «Флоры России»; дальнейшее повышение плотности флористической информации по регионам России путем сгущения сети выявленных ЛФ, детального анализа внутриландшафтного распределения видов, выявления активного ядра ЛФ; переход к комплексной оценке фитохорий разного ранга с учетом брио-, лихено- и микофлористических исследований; создание глобального кадастра таксонов растений в форме скоординированной сети баз данных (в Internet); создание сети пунктов мониторинга биоразнообразия на основе совокупности наиболее представительных и хорошо изученных ЛФ; ревизия существующих схем районирования на основе всех накопленных данных и с использованием современных ГИС-технологий; типологический анализ природных флор в нетрадиционных аспектах (по жизненным формам, типам метаболизма, типам загрузки флоэмы, типам минерального обмена и т. п.) в сотрудничестве с представителями других научных дисциплин; по-прежнему в центре внимания флористов будут вопросы антропогенного флорогенеза, а важнейшими объектами для все более детальных исследований останутся особо охраняемые природные территории.

Собравшиеся интенсивно включились в обсуждение как доклада, так и проблем флористики в целом. Н. Г. Ильминских отметил важность создания кадастра типов местообитаний по иерархическому принципу, что облегчило бы понимание и сравнение результатов исследований в разных регионах, а также отметил особую ценность реликтовых участков и необходимость придания им особого статуса в системе экотопов. О важности учета истории формирования флоры при проведении работ по мониторингу сказала О. В. Ребристая. Как положительную тенденцию она отметила также переход от изучения флор административно-территориальных единиц к изучению флор естественных территорий, но и указала на наличие «белых пятен» во флористических исследованиях. И. Б. Кучеров отметил важность интеграции флористов с микологами, альгологами и предостерег от опасности чрезмерной математизации флористики. А. И. Кагало отметил расширение сравнительно-флористических исследований на юг, важность развития компьютерных баз флористических данных, а также параллелизм в развитии сравнительно-флористических исследований в России и фитосоциологической школы Браун-Бланке на Западе. Положительно отозвался о работе совещания С. Hobohm, хотя и отметил несоблюдение регламента большинством докладчиков, и заметил, что отбросить статистические подходы флористы не могут. В защиту математических методов во флористике высказалась и Т. В. Рогова, отметив также сложность создания единой классификации экотопов. Важно все флористические находки привязывать координатно и собирать всю возможную информацию о каждой точке. О проблеме таксономического соответствия разных флористических списков, разных баз данных говорил С. Р. Майоров. Б. А. Юрцев указал, что при разработке единой для разных зон классификации местообитаний базовым признаком может стать местоположение (энтопий, т. е. положение в рельефе + литология). Он особенно отметил важность работ по флорогенетике и необходимость обеспечить преемственность кадров флористов, в том числе приток молодых ботаников с нетривиальным взглядом на объект флористики.

Во время дискуссии говорилось и о решении ряда стратегических задач — как сделать флористические исследования более перспективными в глазах чиновников (предлагалось даже заменить название этой науки). На совещании были приняты решения, которые публикуются в «Ботаническом Вестнике».

В заключение хочется выразить благодарность всех участников удмуртским организаторам совещания — Н. Г. Ильминских, и особенно О. Г. Барановой, за огромную работу по подготовке и проведению совещания и гостеприимство.

© *О. В. Хитун*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 XI 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

ВОДОРОСЛИ — *ALGAE*

Ископаемые растения — plantae fossiles

Стр.

Coscinorima Streln. **gen. nov.** 125
Coscinorima sibirica (Streln.) Streln. **comb. nov.** 126

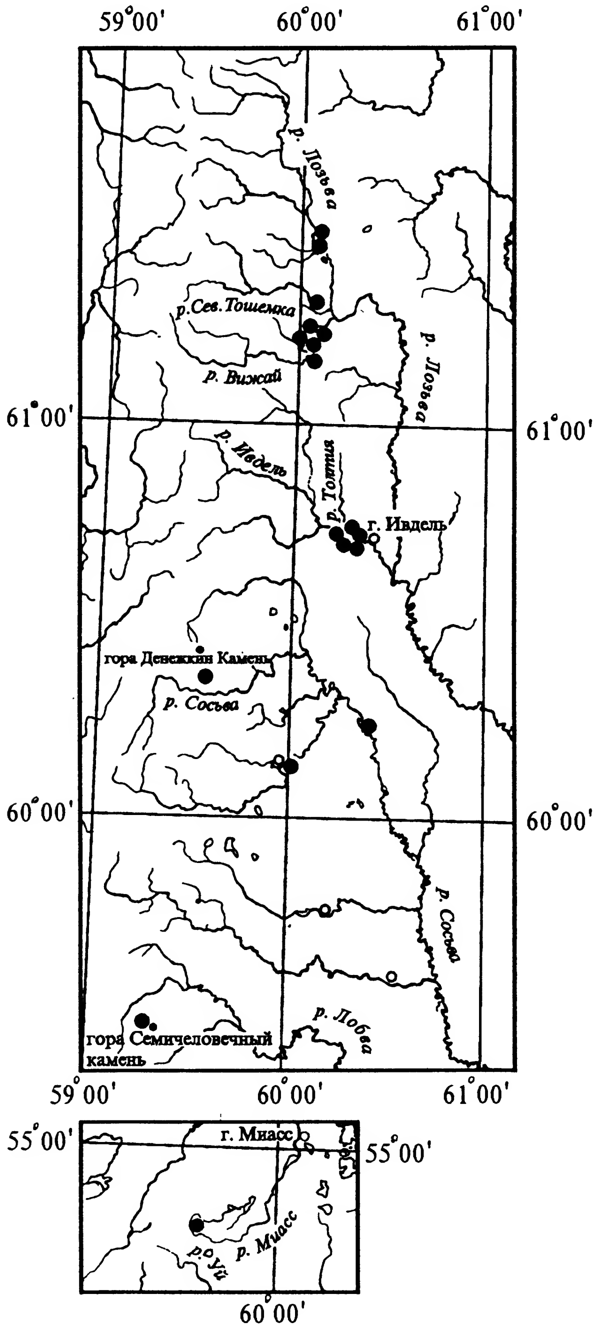
СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ископаемые растения — plantae fossiles

Aesculus iljinskiae Pavlyutkin **sp. nov.** 129

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале № 1, 1999 г.

В статье Князева М. С. и Баландина С. В. «Популяционные, хорологические и морфологические особенности *Eritrichium uralense* s. l. (*Boraginaceae*)» по техническим причинам неверно напечатан рис. 1 (стр. 86). Ниже публикуем правильный рисунок. Редакция приносит извинения авторам и читателям журнала.



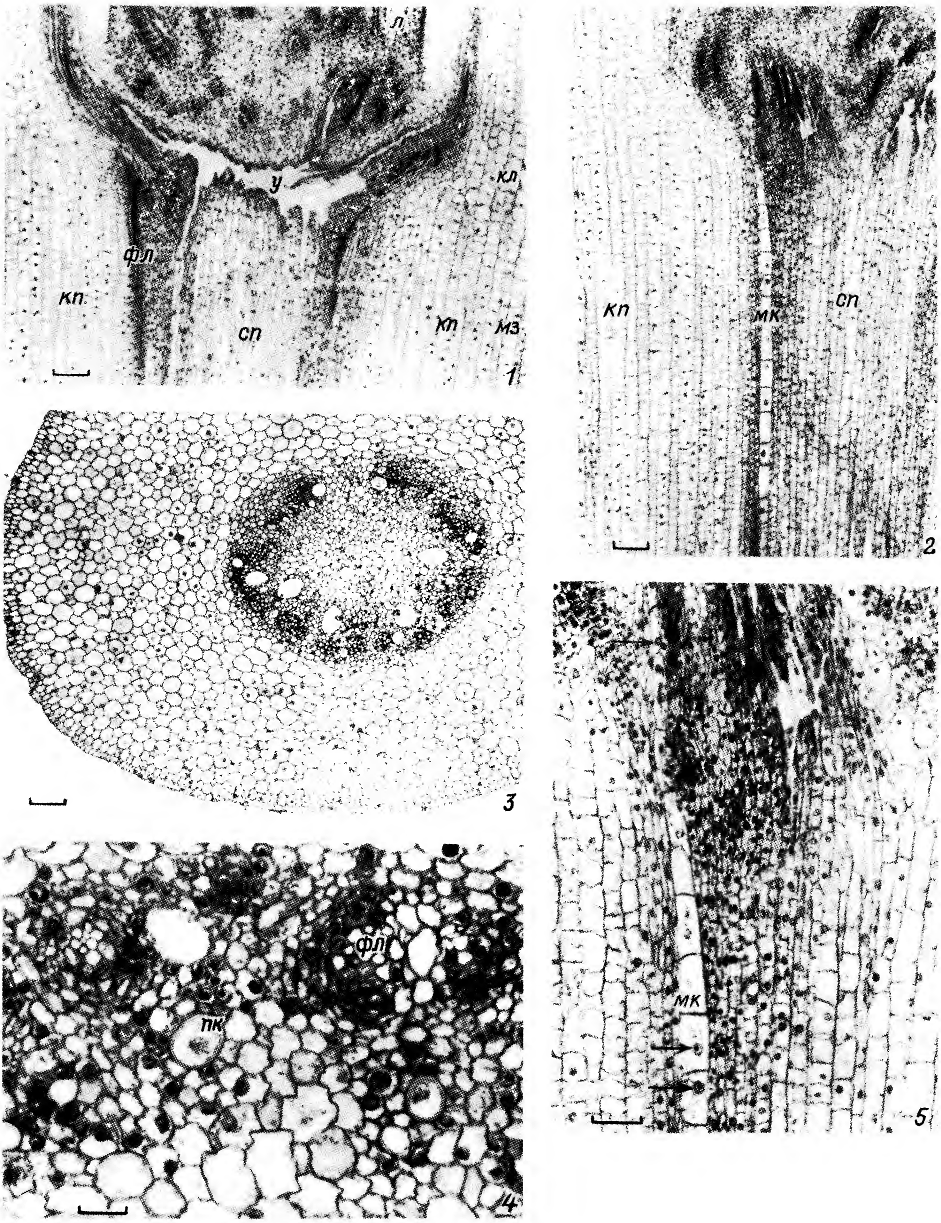


Таблица. Продольные (*1*, *2*, *5*) и поперечные (*3*, *4*) срезы верхней части мезокотиля 3-суточного этиолированного проростка *Zea mays*.

кл — основание колеоптиля, *кп* — коровая паренхима, *л* — основание листа, *мз* — мезокотиль, *мк* — метаксилема, *пк* — протоксилема, *ппк* — проводящий пучок колеоптиля, *сп* — сердцевинная паренхима, *фл* — флоэма, *у* — колеоптильный узел. Стрелками обозначены ядра в клетках метаксилемы. Масштабная линейка: *1—3* — 100 мкм; *4* — 50 мкм; *5* — 25 мкм.

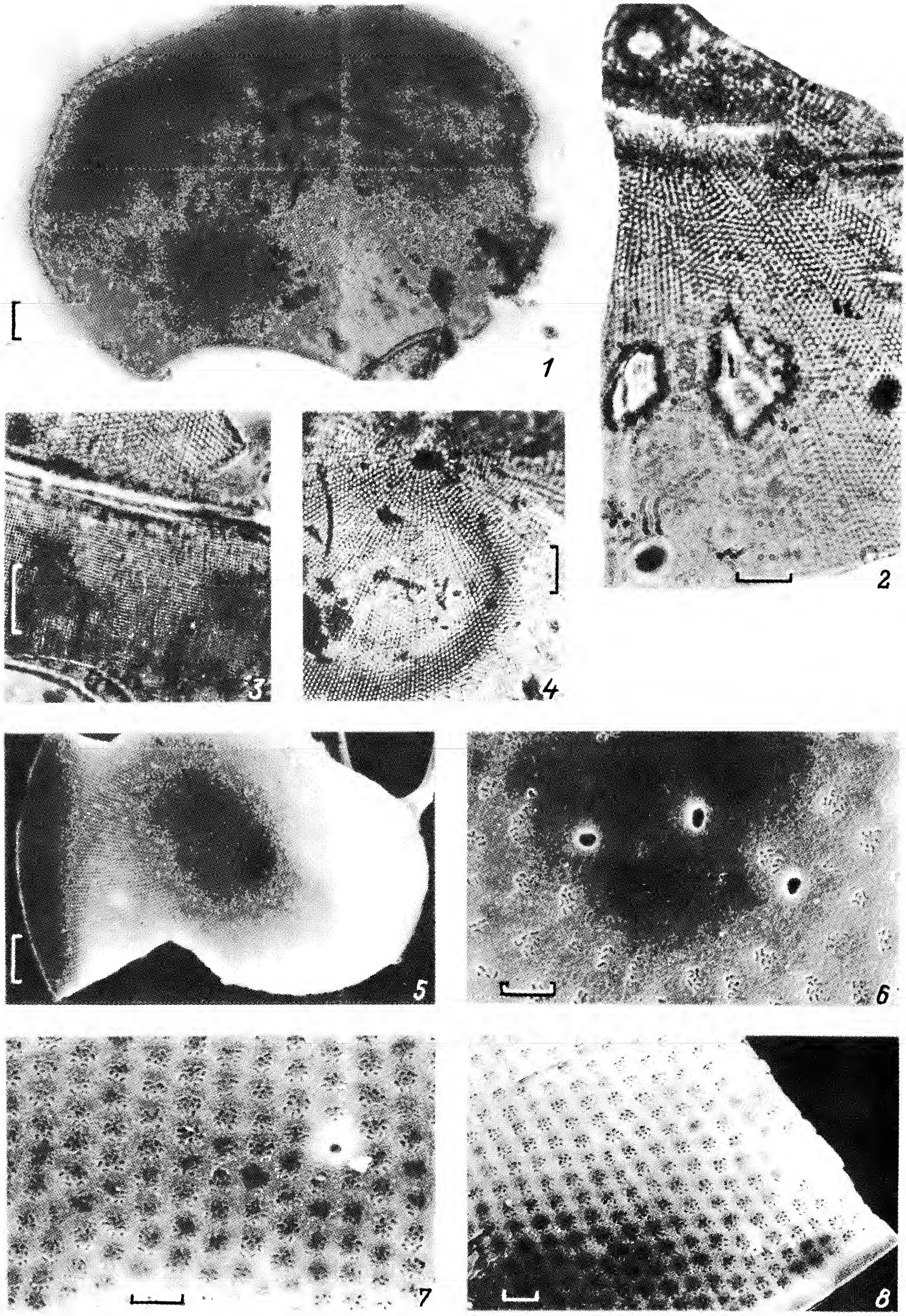


Таблица I. *Coscinorima sibirica.*

1 — створка; 2 — край створки; *3* — соединение створки с пояском; *4* — центр створки; *5—8* — наружная поверхность створки: *5* — часть створки; *6* — отверстия двугубых выростов в центре створки, крибрум; *7* — отверстие краевого двугубого выроста; *8* — фрагмент края створки. Восточный склон Приполярного Урала, р. Сев. Сосьва, поздний мел, кампан. *1—4* — СМ, *5—8* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—5* — 10 мкм, *6—8* — 1 мкм.

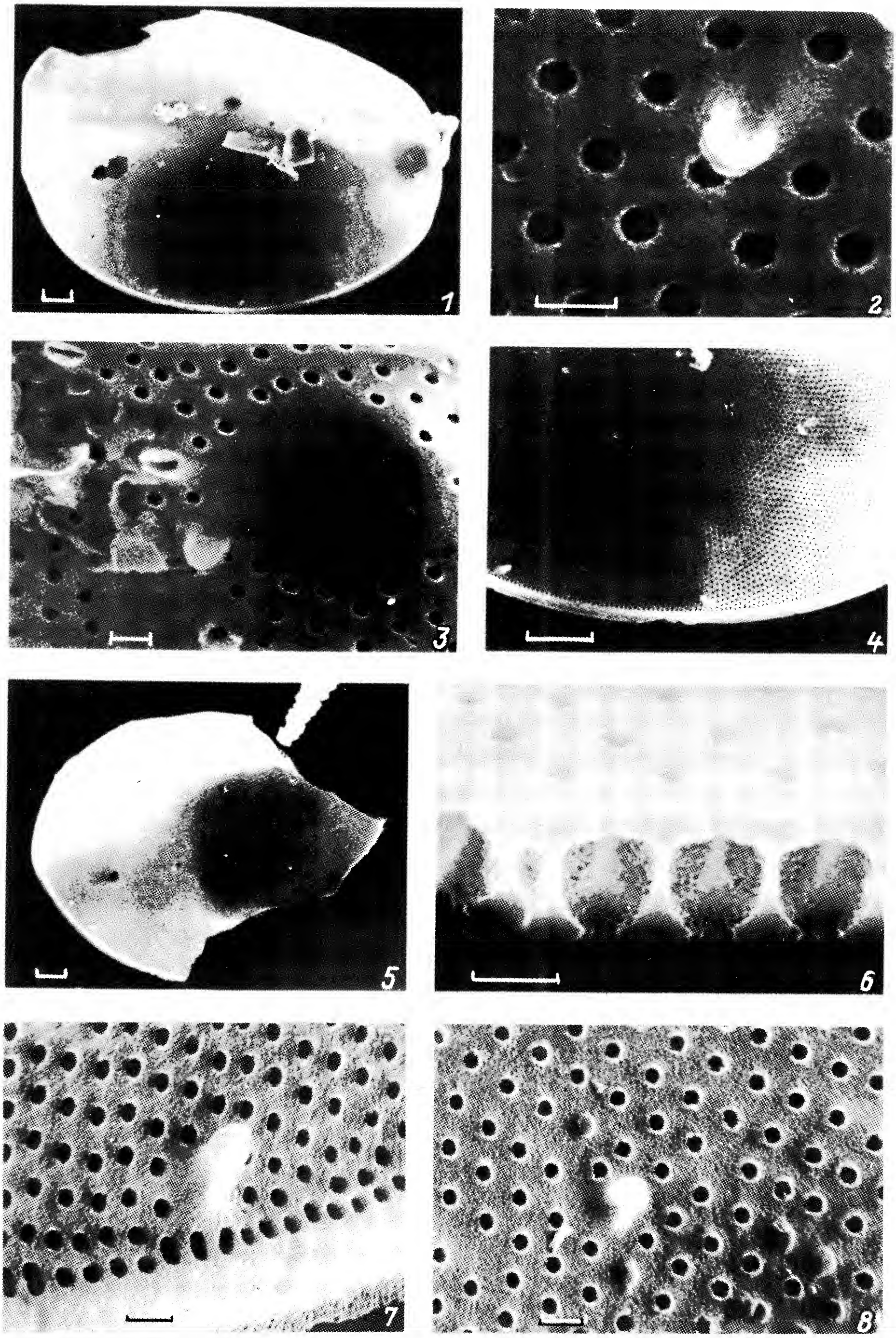


Таблица II. Внутренняя поверхность створки *Coscinorima sibirica* (СЭМ).

1 — створка; *2* — двугубый вырост около центра; *3* — группа двугубых выростов в центре; *4* — двугубые выросты по краю; *5* — разбросанные двугубые выросты на створке; *6* — скол, грушевидная локула; *7* — двугубый вырост по краю створки; *8* — двугубый вырост средней части створки. Поздний мел, кампан, восточный склон Приполярного Урала. Масштабная линейка: *1*, *4*, *5* — 10 мкм, *2*, *3*, *6*—*8* — 1 мкм.

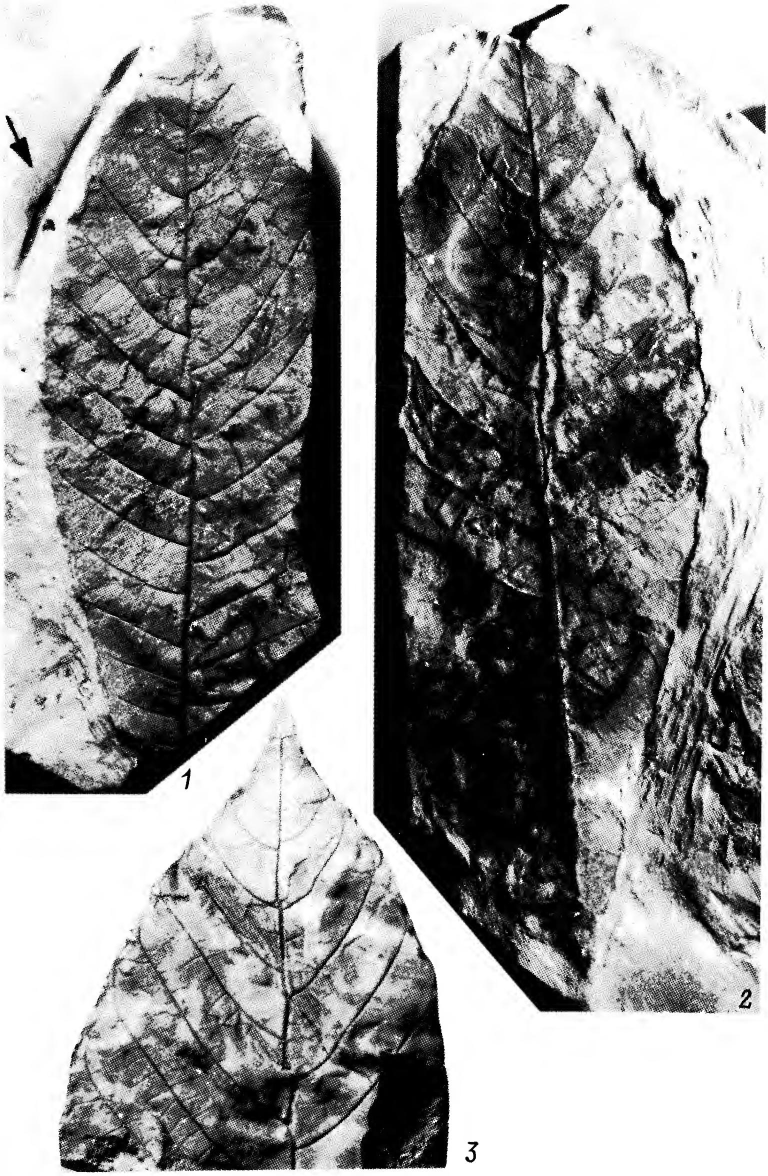
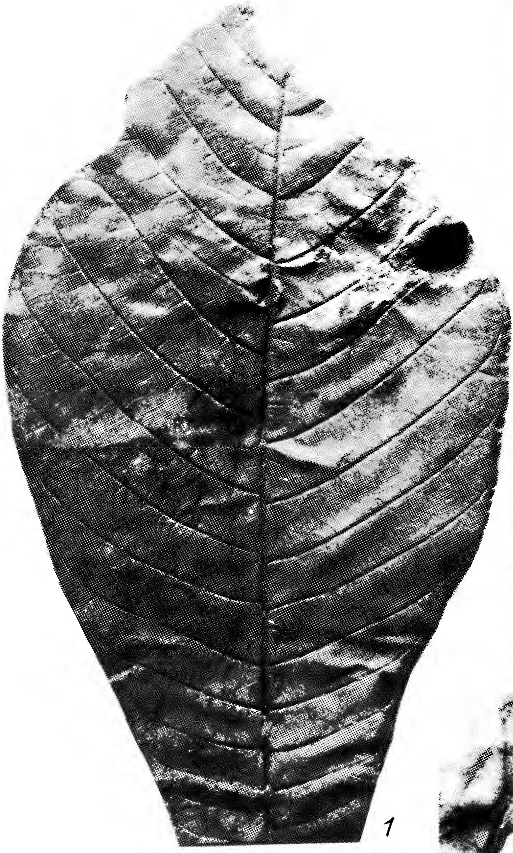
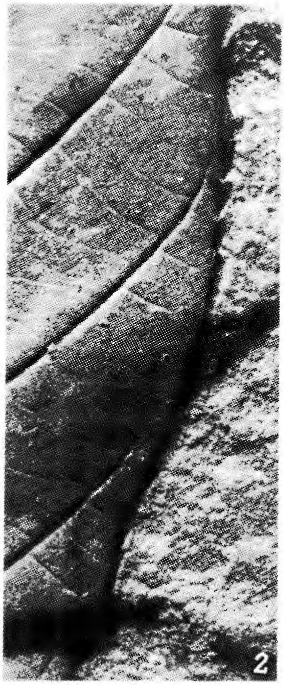


Таблица I. *Aesculus iljinskiae* sp. nov., кол. 9201.
1 — обр. 82; *2* — обр. 82а; *3* — обр. 86.





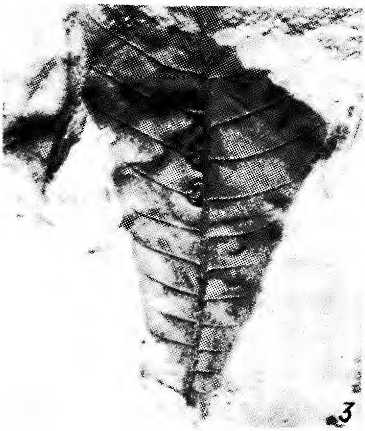


Таблица II. *Aesculus iljinskiae* sp. nov., кол. 9201.
1 — обр. 25; *2* — обр. 25, × 3; *3* — обр. 107.

К с. 130

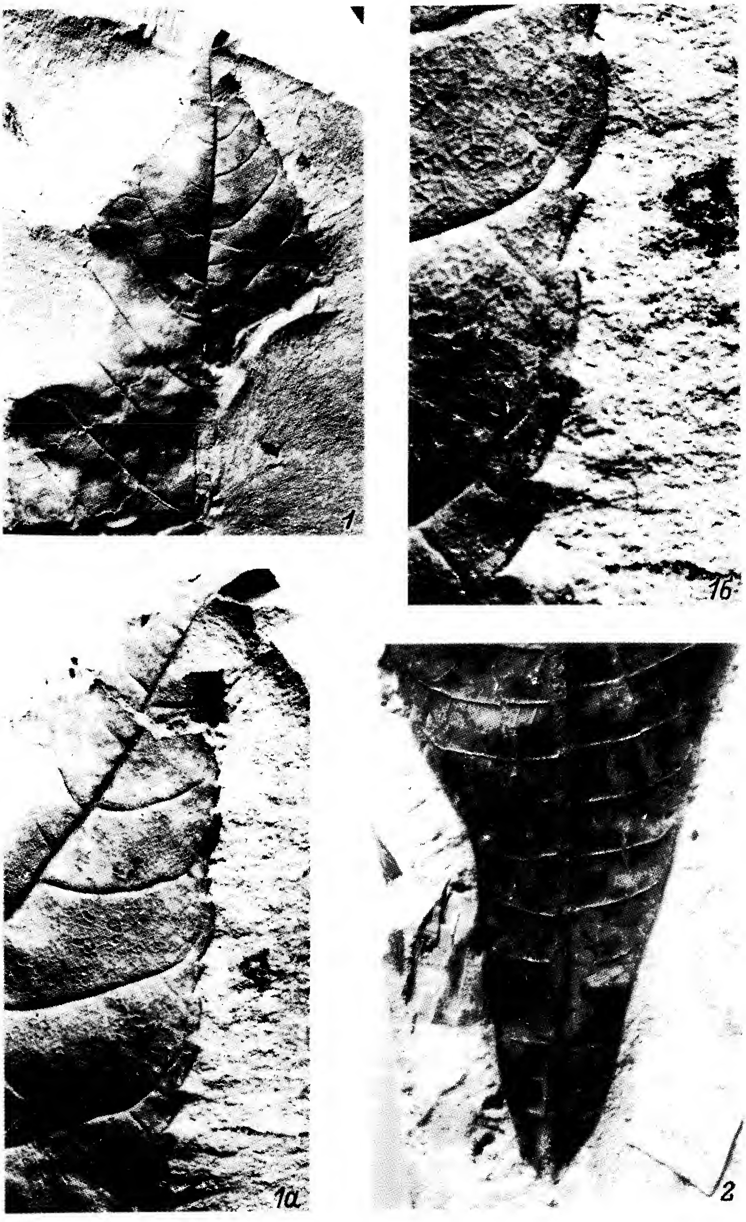


Таблица III. *Aesculus iljinskiae* sp. nov., кол. 9201.
1 — обр. 103; *1а* — обр.103, × 2.5; *1б* — обр. 103, × 6; *2* — обр. 64.

К с. 130

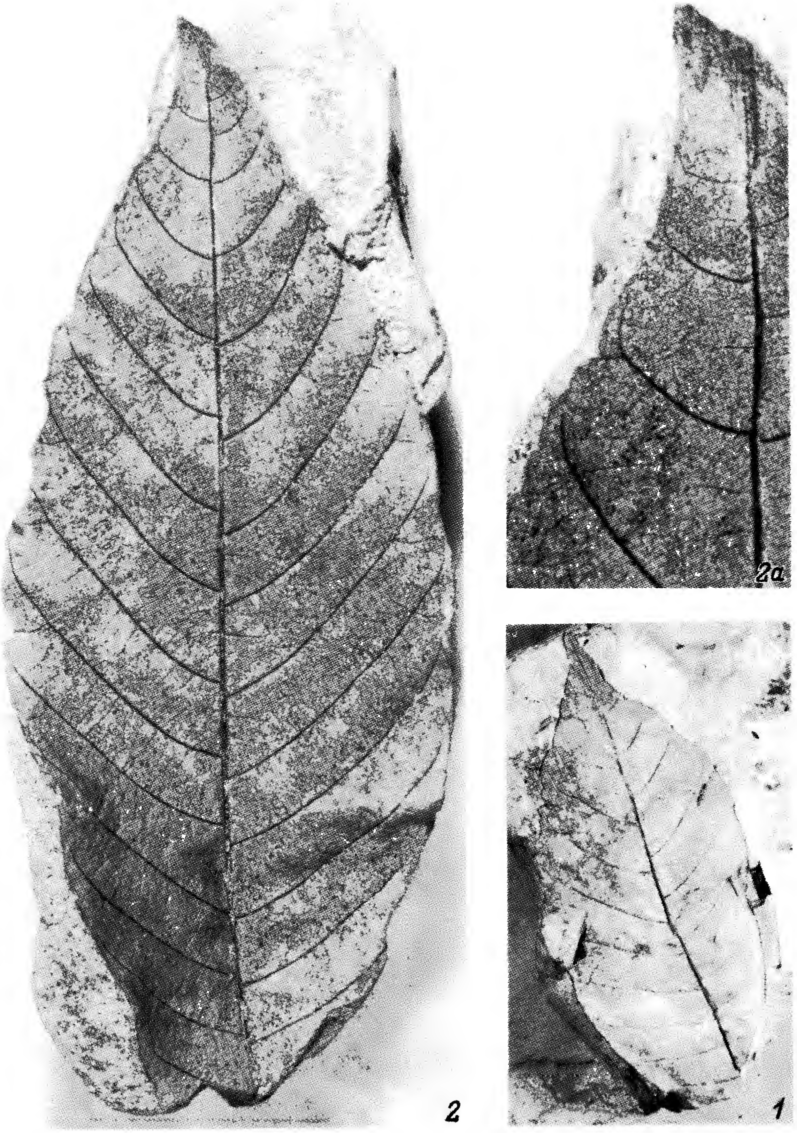


Таблица IV. *Aesculus iljinskiae* sp. nov.
1 — кол. 9201, обр. 38; *2* — кол.9151А, обр. 118; *2a* — кол.9151А, обр. 118, × 2.5.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 6) Page

Gamalei Yu. V. Taxonomical and ecological specificity of plant structures and functions . 1
Berezutsky M. A. Anthropogenic transformation of flora 8
Savinykh N. P. Shoot formation, morphogenesis of *Veronica gentianoides* (*Scrophulariaceae*) and the origin of semirosette herbs 20
Elina G. A., Lukashov A. D., Filimonova L. V., Kuznetsov O. L. Successions of the Late-Glacial palaeovegetation on Zaonezhsky Peninsula and their dependence on Onega Lake levels 32

COMMUNICATIONS 53

Moochnick E. E. The lichens of the Central Chernozem steppes 53
Frolov K. B., Demchenko N. P., Polevoi V. V. Growth and cell division of mesocotyls of *Zea mays* (*Poaceae*) seedlings in the darkness and under the red light 59
Razumova M. V., Pozdova L. M. Effect of temperature on embryo development and seed germination in two species of *Fritillaria* (*Liliaceae*) 63
Ebel A. L. Type specimens of the *Brassicaceae* taxa kept in Krylov Herbarium of the Tomsk State University (TK) 71
Pechenyuk E. V. *Potamogeton sarmaticus* (*Potamogetonaceae*) in Khopyorsky State Nature Reserve 77
Tchubar E. A. *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*) on the islands of the Far East Marine Reserve (Peter the Great Bay, the Sea of Japan) 82
Lavrinenko I. A., Lavrinenko O. V., Kulugina E. E. Flora and vegetation in the west of the Bolshezemelskaya tundra (the Ortina river right-bank) 95
Zagidullina A. T., Tikhodeeva M. Yu. Stand structure in lichen-moss pine forest in Karelia 105
Sherstnyova O. A. Pigment apparatus and gas exchange in *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*) growing in the eastern littoral zone of the Gulf of Finland 118

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 126

Strelnikova N. I., Makarova I. V. A new genus *Coscinorima* (*Bacillariophyta*) from Creteceous deposits of East slope of the Urals 126
Pavlyutkin B. I. A new species of the genus *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) from the Late Miocene of Primorye (Russian Far East) 128
Luferov A. N., Serov V. P. A synopsis of Caucasian *Clematis* (*Ranunculaceae*) species . . 132

FLORISTIC FINDINGS 137

Konovalova G. V. An addition to the flora of the plankton phytoflagellates of the Kronotsky bay (Kamchatka) 137
Tarasova E. M. New and rare for the Kirov region vascular plants from the «Nurgush» Natural Reserve 141
Chepinoga V. V. *Brasenia schreberi* (*Cabombaceae*) — a new species for the flora of Siberia 144
Vlasova N. V., Schaulo D. N., Krasnikov A. A. The record of *Tamarix gracilis* (*Tamaricaceae*) in the Novosibirsk region 147

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 150

Byalt V. V., Gapon V. N. «Cactus-Club», a new journal on succulents 150

CHRONICLE 152

Khitun O. V. The fifth workshop on comparative floristics (Izhevsk, Russia, September 15—18, 1998) 152
Index of new plant names 159

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 6) Стр.

Гамалей Ю. В. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений 1
Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры 8
Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* (*Scrophulariaceae*) и происхождение полурозеточных трав 20
Елина Г. А., Лукашов А. Д., Филимонова Л. В., Кузнецов О. Л. Сукцессии палеорастительности позднеледниковья—голоцена на Заонежском полуострове и зависимости их от уровней Онежского озера 32

СООБЩЕНИЯ 53

Мучник Е. Э. Лишайники степей Центрального Черноземья 53
Фролов К. Б., Демченко Н. П., Полевой В. В. Рост и деление клеток мезокотилей проростков *Zea mays* (*Poaceae*) в темноте и при освещении красным светом 59
Разумова М. В., Поздова Л. М. Влияние температуры на доразвитие зародыша и прорастание семян двух видов *Fritillaria* (*Liliaceae*) 63
Эбель А. Л. Типовые образцы таксонов семейства *Brassicaceae*, хранящиеся в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК) 71
Печенюк Е. В. *Potamogeton sarmaticus* (*Potamogetonaceae*) в Хоперском государственном природном заповеднике 77
Чубарь Е. А. *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*) на островах Дальневосточного государственного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море) 82
Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. Флора и растительность запада Большеземельской тундры (правобережье реки Ортина) 95
Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю. Строение древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии 105
Шерстнёва О. А. Пигментный аппарат и газообмен *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*), произрастающего на литорали восточной части Финского залива 118

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 126

Стрельникова Н. И., Макарова И. В. Новый род *Coscinorima* (*Bacillariophyta*) из меловых отложений восточного склона Урала 126
Павлюткин Б. И. Новый вид рода *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) в позднем миоцене Приморья (Дальний Восток России) 128
Луферов А. Н., Серов В. П. Конспект кавказских видов рода *Clematis* (*Ranunculaceae*) 132

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 137

Коновалова Г. В. Дополнение к флоре жгутиковых водорослей планктона Кроноцкого залива (Камчатка) 137
Тарасова Е. М. Новые и редкие для Кировской области сосудистые растения с территории государственного природного заповедника «Нургуш» 141
Чепинога В. В. *Brasenia schreberi* (*Cabombaceae*) — новый вид для флоры Сибири . . 144
Власова Н. В., Шауло Д. Н., Красников А. А. О находке *Tamarix gracilis* (*Tamaricaceae*) в Новосибирской области 147

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 150

Бялт В. В., Гапон В. Н. «Кактус-Клуб» — новый журнал о суккулентах 150

ХРОНИКА 152

Хитун О. В. Пятое рабочее совещание по сравнительной флористике (Ижевск, 15—18 сентября 1998 г.) 152
Указатель новых названий растений 159

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 6. 1—160.